# ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

## В ШЕСТИ ТОМАХ

Главный редактор
академик
А. Л. ТАХТАДЖЯН

1

ВВЕДЕНИЕ
БАКТЕРИИ И
АКТИНОМИЦЕТЫ

2

ГРИБЫ

3

ВОДОРОСЛИ
ЛИШАЙНИКИ

4

МХИ
ПЛАУНЫ
ХВОЩИ
ПАПОРОТНИКИ
ГОЛОСЕМЕННЫЕ
РАСТЕНИЯ

5

ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ

6

ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ

ББК 28.5
Ж71



Ж $\frac{60501-700}{103(03)-81}$ подписное

ТОМ ПЯТЫЙ

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

# ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

под редакцией
академика АН СССР
А. Л. ТАХТАДЖЯНА

МОСКВА • «ПРОСВЕЩЕНИЕ» • 1981

АВТОРЫ НАСТОЯЩЕГО ТОМА

Академик АН СССР

А. Л. ТАХТАДЖЯН

Член-корреспондент АН СССР

Ан. А. ФЕДОРОВ

Доктора биологических наук

Л. Ю. БУДАНЦЕВ, И. Т. ВАСИЛЬЧЕНКО, В. И. ГРУБОВ, И. А. ГРУДЗИНСКАЯ, И. В. ГРУШВИЦКИЙ, Д. Н. ДОБРОЧАЕВА, М. Э. КИРПИЧНИКОВ, В. В. ПИСЬЯУКОВА, А. К. СКВОРЦОВ, Э. С. ТЕРЕХИН, Н. Н. ЦВЕЛЕВ, Г. П. ЯКОВЛЕВ, А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ

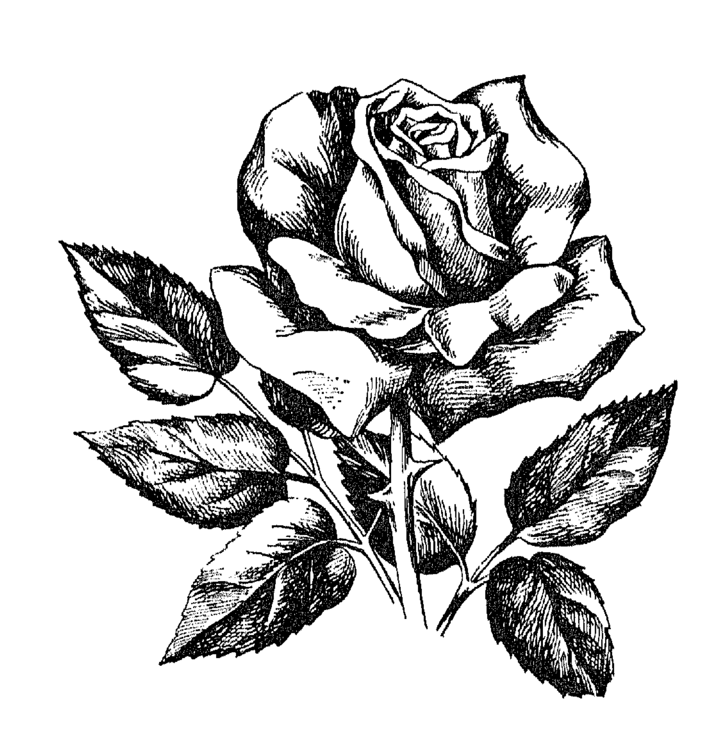
Кандидаты биологических наук

В. Е. АВЕТИСЯН, Н. Д. АГАПОВА, А. П. БЕЛАВСКАЯ, В. В. БОЧАНЦЕВА, А. Е. БОРОДИНА, И. В. ВАСИЛЬЕВ, Л. И. ВАХТИНА, В. М. ВИНОГРАДОВА, В. Н. ГЛАДКОВА, Г. А. ДЕНИСОВА, Т. В. ЕГОРОВА, С. Г. ЖИЛИН, И. Г. ЗУБКОВА, Л. И. ИВАНИНА, Н. Н. ИМХАНИЦКАЯ, О. П. КАМЕЛИНА, Г. Л. КУДРЯШОВА, Ю. П. КОЖЕВНИКОВ, И. А. ЛИНЧЕВСКИЙ, Е. В. МОРДАК, Н. С. МОРОЗОВА, Е. Н. НЕМИРОВИЧ-ДАНЧЕНКО, З. И. НИКИТИЧЕВА, Т. Н. ПОПОВА, О. А. СВЯЗЕВА, Н. Т. СКВОРЦОВА, В. И. ТРИФОНОВА, О. В. ЧЕРНЕВА

Т. В. ВЕЛЬГОРСКАЯ, Е. А. ЗЕМСКОВА, С. С. МОРЩИХИНА, Е. В. СИМАЧЕВА, Е. А. ТОЛМАЧЕВА

# ЦВЕТКОВЫЕ ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

# (MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE)



# КЛАСС МАГНОЛИОПСИДЫ, ИЛИ ДВУДОЛЬНЫЕ (MAGNOLIOPSIDA, или DICOTYLEDONES)

# ПОДКЛАСС ДИЛЛЕНИИДЫ (DILLENIIDAE)

Диллениды — один из наиболее крупных подклассов цветковых растений. В филогенетическом отношении это также одна из наиболее важных ветвей родословного древа, являющаяся связующим звеном между магнолиидами и розидами. Наиболее примитивные представители подкласса (семейства диллениевые и пионовые) имеют еще много общего с магнолиидами, особенно с порядками магнолиевых и бадьяновых, и подобно последним характеризуются апокарпным гинецеем и некоторыми другими примитивными признаками. Однако большинство диллениид ушло далеко по пути специализации и утратило примитивные признаки, связующие их с магнолиидами. Такие семейства, как повойничковые, молочайные, первоцветные, крестоцветные, тамарисковые или ивовые, имеют настолько специализированные цветки, что на первый взгляд может показаться странным, что их объединяют с диллениевыми и пионовыми в один подкласс. Но ближайшее знакомство со всем подклассом в целом показывает, что даже самые специализированные семейства связаны через промежуточные в филогенетическом отношении группы с наиболее примитивными его представителями, особенно с семействами порядков чайные и фиалковые. Подкласс диллениды представляет собой вполне естественную филогенетическую ветвь, все разветвления которой составляют единую систему эволюционных связей.

В подклассе диллениды 3 надпорядка и 14 порядков.

Надпорядок 1. Диллениевые (Dillenianae)

**Порядок 1. Диллениевые (Dilleniales).** Главным образом деревья и кустарники, реже полукустарники и травы. Листья обычно очередные; прилистники крыловидные и приросшие к черешку или отсутствуют. Членики сосудов большей частью с лестничной перфорацией. Цветки небольшие или средних размеров, иногда крупные, обычно обоеполые, актиноморфные или редко зигоморфные. Околоцветник спироциклический или реже циклический. Тычинки обычно многочисленные, большей частью свободные, но с тенденцией к соединению в пучки, развиваются в центробежной последовательности. Пыльцевые зерна 3-бороздные или 3-бороздно-поровые (кроссосомовые). Гинецей апокарпный, реже полуапокарпный, с 1 — многими семязачатками в каждом плодолистике; столбики с верхушечным рыльцем. Семязачатки анатропные или амфитропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — многолистовка, многоорешек или ягодообразный. Семена с обильным эндоспермом и обычно с очень маленьким зародышем. Связующее звено между порядком магнолиевых, с одной стороны, и порядками чайных и фиалковых — с другой.

Семейства: диллениевые и кроссосомовые.

**Порядок 2. Пионовые (Paeoniales).** Близок к порядку диллениевых. Многолетние травы

или реже небольшие кустарники с крупными очередными тройчатыми листьями, лишенными прилистников. Членики сосудов с лестничной перфорацией. Цветки крупные, обоеполые, актиноморфные. Околоцветник спиральный или спироциклический. Тычинки многочисленные, с тонкими нитями, соединенными в 5 пучков. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые. Гинецей апокарпный; плодолистики с почти сидячими расширенными рыльцами. В каждом плодолистике несколько семязачатков. При основании гинецей окружен мясистым нектарным диском. Семязачатки анатропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — многолистовка. Семена с обильным эндоспермом и маленьким зародышем, снабженные ариллусом.

Семейство пионовые.

**Порядок 3. Чайные (Theales).** Близок к порядку диллениевых и, вероятно, произошел от примитивных их представителей. Главным образом деревья и кустарники, реже древесные лианы, редко травы. Листья обычно очередные, реже супротивные или мутовчатые, большей частью простые, обычно цельные, перистонервные, с прилистниками или без прилистников. Характерно наличие межклеточных секреторных каналов. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки обычно обоеполые, большей частью актиноморфные. Околоцветник спироциклический или чаще циклический. Тычинки часто сросшиеся нитями, развиваются в центробежной последовательности. Пыльцевые зерна в большинстве случаев 3-бороздно-поровые. Гинецей иногда вторично-апокарпный или ценокарпный, из 2 — многих плодолистиков, обычно со многими семязачатками в каждом гнезде или в каждом свободном плодолистике; столбики свободные или сросшиеся; завязь обычно верхняя. Семязачатки анатропные, битегмальные и обычно тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Семейства: охновые, дионкофилловые, чайные, тетрамеристовые, маркгравиевые, медузагиновые, боннетовые, клузиевые, повойничковые и др.

**Порядок 4. Фиалковые (Violales).** Близок к порядку чайные, с которым имеет общее происхождение от диллениевых. Деревья, кустарники и травы с очередными или реже супротивными листьями, обычно снабженными прилистниками. Членики сосудов обычно с простой перфорацией. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные, большей частью циклические, редко со спиральным околоцветником. Тычинки обычно многочисленные, реже только 5, большей частью свободные, иногда в пучках. Между андроцеем и гинецеем часто имеется нектарный диск. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые. Гинецей паракарпный, из 10 — 2 плодолистиков, со свободными или сросшимися столбиками; завязь верхняя, редко полунижняя и очень редко нижняя, с многочисленными или несколькими семязачатками на каждой плаценте. Семязачатки анатропные или реже ортотропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — коробочка или ягода, реже орехообразный. Семена обычно с обильным эндоспермом, часто с хорошо развитым ариллусом.

Семейства: флакуртиевые, страстоцветные, стахиуровые, фиалковые, биксовые, ладанниковые, тёрнеровые, мальзербиевые, карпковые, тыквенные и др.

**Порядок 5. Бегониевые (Begoniales).** Близок к порядку фиалковых, особенно к семейству флакуртиевые, и, вероятно, происходит от них. Травы или реже кустарники и деревья с очередными, простыми или иногда сложными листьями с прилистниками или без них. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки однополые, актиноморфные или зигоморфные, с двойным околоцветником или безлепестные. Тычинки обычно многочисленные. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые. Гинецей паракарпный, обычно из 3 плодолистиков; завязь обычно нижняя, с многочисленными семязачатками. Семязачатки анатропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — коробочка, редко ягода. Семена обычно без эндосперма или иногда с очень скудным эндоспермом.

Семейства: датисковые и бегониевые.

**Порядок 6. Каперсовые (Capparales).** Происходит от примитивных представителей порядка фиалковых. Деревья, кустарники и травы. Листья большей частью очередные, простые, реже пальчатосложные, обычно без прилистников. Членики сосудов с простой перфорацией. Для многих представителей порядка характерно наличие мирозиновых клеток. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или слегка зигоморфные, большей частью с двойным околоцветником, реже безлепестные. Околоцветник 4-членный или реже 5-членный. Тычинки многочисленные, или их несколько, обычно свободные. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые или многопоровые. Гинецей паракарпный, со сросшимися столбиками; завязь верхняя, с несколькими или многочисленными семязачатками, иногда только с 1 семязачатком. Семязачатки анатропные или кампилотропные, битегмальные, крассинуцеллятные или реже

тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семена с более или менее изогнутым или складчатым зародышем, без эндосперма или со скудным эндоспермом.

Семейства: каперсовые, крестоцветные, резедовые и др.

**Порядок 7. Тамарисковые, или гребенщиковые (Tamaricales).** Происходит от порядка фиалковых, вероятнее всего, от предков типа флакуртиевых и представляет собой один из наиболее специализированных порядков подкласса диллениид. Деревья, кустарники или реже травы с очередными или супротивными листьями, обычно мелкими, часто эрикоидными или чешуевидными, лишенными прилистников. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником. Тычинок 5—10 или больше, свободных или сросшихся у основания. Пыльцевые зерна обычно 3-бороздно-поровые. Гинецей паракарпный, со свободными или сросшимися столбиками; завязь верхняя, обычно с многочисленными семязачатками. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные (фукьериевые). Эндосперм нуклеарный или целлюлярный (фукьериевые). Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Семейства: франкениевые, тамарисковые, или гребенщиковые, и фукьериевые.

**Порядок 8. Ивовые (Salicales).** Происходит от флакуртиевых, вероятнее всего, от предков типа современного рода идезия и характеризуется высокой специализацией репродуктивных органов. Деревья или кустарники, иногда кустарнички, с очередными цельными листьями, снабженными прилистниками. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки в густых прямостоячих (почти все виды ивы) или висячих однополых сережках, двудомные, безлепестные, с рудиментарной чашечкой. Нектарный диск отсутствует. Тычинок 3—60 или только 2, свободные или более или менее сросшиеся. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые или безапертурные (тополь). Гинецей паракарпный, обычно из 2, редко из 3—4 плодолистиков, с сидячими рыльцами; завязь верхняя, с многочисленными или 2—10 семязачатками на каждой плаценте, очень редко только с 1 семязачатком в завязи. Семязачатки анатропные, обычно унитегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — 2—4-створчатая коробочка. Семена очень мелкие, с развивающимся из фуникулуса базальным пучком волосков, без эндосперма или с очень скудным эндоспермом.

Семейство ивовые.

## Надпорядок 2. Вересковые (Ericanae)

**Порядок 9. Вересковые (Ericales).** Близок к порядку чайных и имеет общее с ними происхождение от диллениевых, с которыми тесно связан через примитивное семейство актинидиевые. Кустарники и небольшие деревья, реже многолетние травы, иногда сапрофитные. Листья обычно очередные, реже супротивные или мутовчатые, цельные, лишенные прилистников. Членики сосудов обычно с лестничной перфорацией, иногда с многочисленными перекладинами. Цветки обоеполые или редко однополые, обычно актиноморфные, сростнолепестные или редко свободнолепестные. Тычинки, как и лепестки, прикреплены к подпестичному нектарному диску; пыльники часто вскрываются верхушечными порами. Пыльцевые зерна часто в тетрадах. Гинецей ценокарпный (по-видимому, морфологически паракарпный), обычно с полностью сросшимися столбиками; завязь верхняя или нижняя, 3-многогнездная. Семязачатки обычно анатропные, унитегмальные и тенуинуцеллятные. Эндосперм обычно целлюлярный. Плоды разнообразного типа. Семена мелкие, с обильным эндоспермом и маленьким зародышем (иногда недифференцированным).

Семейства: актинидиевые, клетровые, вересковые, водяниковые, эпакрисовые, диапенсиевые и др.

**Порядок 10. Эбеновые (Ebenales).** Происходит, вероятно, от порядка чайные. Деревья или кустарники. Листья очередные, очень редко супротивные, цельные, перистонервные, большей частью кожистые, обычно лишенные прилистников. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки обоеполые или реже однополые, актиноморфные, со сростнолепестным венчиком. Тычинки большей частью приросшие к венчику. Пыльцевые зерна обычно 3-бороздно-поровые. Гинецей ценокарпный (по-видимому, морфологически паракарпный); завязь верхняя, полунижняя или нижняя, обычно многогнездная, с 1 — многими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные, битегмальные или унитегмальные, тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или целлюлярный. Семена с эндоспермом.

Семейства: стираксовые, симплоковые, эбеновые и сапотовые.

**Порядок 11. Первоцветные (Primulales).** Стоит близко к порядкам вересковые и эбеновые и имеет общее с ними происхождение. Деревья и кустарники или травы. Листья простые и обычно цельные, лишенные прилистников. Членики сосудов обычно с простой перфорацией.

Цветки обоеполые или однополые, обычно актиноморфные, большей частью 5-членные. Чашелистики свободные или чаще более или менее сросшиеся. Венчик обычно сростнолепестный, очень редко отсутствует. Тычинки в 2 кругах или чаще в 1 кругу (с сохранением только внутреннего круга), приросшие к трубке венчика. Пыльцевые зерна 3(5)-бороздно-поровые или 3—10-бороздные. Гинецей лизикарпный (по-видимому, производный от паракарпного), с полностью сросшимися столбиками; завязь обычно верхняя, редко полунижняя или нижняя, большей частью с многочисленными семязачатками. Семязачатки анатропные, битегмальные и тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — ягода, костянка или коробочка. Семена с эндоспермом.

Семейства: мирсиновые, теофрастовые и первоцветные.

### Надпорядок 3. Мальвовые (Malvanae)

**Порядок 12. Мальвовые (Malvales).** Происходит, вероятно, от порядка фиалковые. Деревья, кустарники и травы с очередными простыми или реже сложными листьями, обычно снабженными прилистниками. Молодые части растений часто бывают покрыты многочисленными звездчатыми волосками, а в паренхимных тканях обычны слизевые клетки или слизевые каналы. Членики сосудов в большинстве случаев с простой перфорацией. Цветки большей частью обоеполые, обычно актиноморфные, в большинстве случаев 5-членные, обычно с двойным околоцветником. Тычинки обычно в 2 кругах, причем члены внешнего круга часто отсутствуют или превращены в стаминодии, а члены внутреннего круга часто увеличены в числе, сросшиеся нитями в колонку вокруг гинецея или же сросшиеся в несколько отдельных пучков. Пыльцевые зерна 3- — многобороздно-поровые, 3-поровые или многопоровые. Гинецей ценокарпный (морфологически, по-видимому, паракарпный), обычно из многих плодолистиков; завязь верхняя, обычно многогнездная, с 1 — многими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки обычно анатропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плоды обычно сухие, раскрывающиеся или нераскрывающиеся. Семена с эндоспермом или без эндосперма. Порядок мальвовые имеет много общего с порядком фиалковые (особенно с семейством флакуртиевые), а также с порядком чайные (особенно с примитивным семейством охновые).

Семейства: элеокарповые, липовые, стеркулиевые, диптерокарповые, сарколеновые, бомбаксовые, мальвовые (просвирниковые) и др.

**Порядок 13. Молочайные (Euphorbiales).** Происходит, вероятно, от какой-то древней группы, промежуточной между флакуртиевыми и порядком мальвовые. Деревья, кустарники и травы. Листья большей частью очередные, простые или сложные, обычно с прилистниками. Членики сосудов большей частью с простой перфорацией. Цветки однополые или реже обоеполые, обычно безлепестные, реже с двойным околоцветником или, наоборот, вовсе без околоцветника. Тычинки свободные или более или менее сросшиеся нитями. Пыльцевые зерна очень различных типов — бороздные (чаще всего 3-бороздные), бороздно-поровые, многопоровые, безапертурные и пр. Гинецей обычно из 3 плодолистиков, ценокарпный (паракарпный); завязь обычно верхняя, с 1 или 2 висячими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные или гемитропные, редко ортотропные, битегмальные, крассинуцеллятные или реже тенуинуцеллятные (дихапеталовые). Эндосперм нуклеарный. Плоды — обычно коробочки, реже ягоды или костянковидные. Семена с обильным эндоспермом или реже без эндосперма (дихапеталовые). Примитивные представители порядка обнаруживают связи с порядком мальвовые, особенно с семейством стеркулиевые. С другой стороны, порядок молочайные имеет много общего с примитивными членами порядка фиалковые, особенно с семейством флакуртиевые.

Семейства: молочайные, дихапеталовые и др.

**Порядок 14. Волчниковые (Thymelaeales).** Имеет много общего с порядком мальвовые и особенно с порядком молочайные и, вероятно, имеет общее с ними происхождение. Кустарники или реже деревья, редко полукустарники или травы. Листья очередные или супротивные, цельные, цельнокрайные, перистонервные, без прилистников. У большинства родов имеется интраксилярная флоэма, а у ряда родов наблюдается также интерксилярная флоэма. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки обоеполые или иногда однополые, актиноморфные или редко зигоморфные, безлепестные, обычно 5- или 4-членные. Чашелистики лепестковидные, обычно сросшиеся в чашеобразную, колокольчатую или цилиндрическую трубку с отогнутыми лопастями, редко почти свободные. У зева чашечки или редко несколько ниже расположены более или менее развитые свободные или сросшиеся придатки. Тычинки в одинаковом числе с чашелистиками или чаще их вдвое больше и в двух чередующихся кругах, реже тычинок меньше (до 2) или, наоборот, их много; нити тычинок короткие, прикрепленные к цветочной трубке. Подпестичный нектарный диск развит или отсутствует. Пыльце-

вые зерна 8—60-поровые, редко 3—6-поровые. Гинецей ценокарпный (морфологически паракарпный), из 12—2 плодолистиков; столбик длинный и нитевидный, короткий или отсутствует; рыльце верхушечное, различной формы; завязь верхняя, с 1 висячим семязачатком в каждом гнезде. Характерно развитие обтуратора — образования, возникающего из удлиненных и растущих вниз клеток основания столбикового канала и способствующего прохождению пыльцевой трубки. Семязачатки анатропные до гемитропных, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод нераскрывающийся, сухой или сочный, ягодообразный или костянкообразный (с мясистым слоем, образованным основанием цветочной трубки) или реже коробочка. Семена обычно со скудным эндоспермом или иногда без эндосперма, редко с обильным эндоспермом.

Семейство волчниковые.

## ПОРЯДОК ДИЛЛЕНИЕВЫЕ (DILLENIALES)

### СЕМЕЙСТВО ДИЛЛЕНИЕВЫЕ (DILLENIACEAE)

Это сравнительно небольшое семейство, включающее 18 родов и около 530 видов, широко распространено в тропических областях обоих полушарий, а в Азии (Гималаи) и в Австралии оно заходит и в субтропические районы. Большинство видов произрастает в восточном полушарии, особенно много их в Австралии. Но в Африке семейство представлено лишь 15 видами пантропического рода *тетрацера* (Tetracera).

Диллениевые — это преимущественно вечнозеленые деревья и кустарники, иногда лианы, очень редко многолетние травы, как азиатский род *акротрема* (Acrotrema). Листья у них, кроме мадагаскарского представителя рода *гиббертия* (Hibbertia), очередные, цельные или от перистораздельных до перистых (у некоторых видов рода акротрема), от крупных, длиной 30—60 см, а у молодых деревьев и порослевых побегов *диллении пятипестичной* (Dillenia pentagyna) длиной до 1,5 м, до очень мелких и иногда сильно редуцированных, чешуевидных. Они обычно перистонервные, часто с многочисленными (до 80), сильно выступающими, параллельными, боковыми жилками. Прилистники отсутствуют, но у некоторых представителей черешки листьев снабжены прилистниковидными крыльями, большей частью опадающими. Эпидермальные клетки листьев часто инкрустированы кремнеземом, причем у некоторых представителей настолько сильно, что их листья по своей шершавости похожи на наждачную бумагу.

Цветки диллениевых собраны в различного рода верхушечные или пазушные соцветия, возникающие иногда на старых ветвях с уже опавшими листьями, как у видов диллении, рода *куратела* (Curatella) и др.; реже одиночные — верхушечные или пазушные. Цветки мелкие (диаметром около 1 см) или среднего размера, но иногда крупные (диаметром 10—20 см), белые или желтые, актиноморфные, обоеполые. У неотропических видов рода тетрацера имеет место мужская двудомность (андродиэция), когда на одних особях развиваются обоеполые цветки, а на других — только мужские.

Околоцветник спироциклический. Чашелистиков 5, редко 4—6 или 11—15, спиральных, остающихся при плодах. У некоторых диллениевых (например, в роде гиббертия) хорошо выражены переходы от верховых листьев к чашелистикам, что может служить доказательством их листового происхождения. Лепестков 5, редко 3, очень быстро опадающих. Тычинки обычно многочисленные (200—500), редко их 10 или 3. Они развиваются в центрифугальной последовательности и, так же как и чашелистики, остаются при плодах. Нити тычинок свободные или, реже, сросшиеся при основании. Наблюдаются все стадии срастания многочисленных тычинок в 5 пучков, редукция числа тычинок в каждом пучке до нескольких или до одной и, кроме того, редукция самих пучков до трех, двух и до одного (рис. 1, *2*). Часть тычинок иногда превращена в стаминодии, причем имеются все переходы между фертильными тычинками и стаминодиями.

Гинецей обычно апокарпный и состоит из нескольких, иногда многих (до 20) плодолистиков, редко только одного. У некоторых представителей гинецей в различной степени синкарпный, у монотипного сейшельского рода *неовормия* (Neowormia) он полностью синкарпный. Семязачатки от многочисленных (40—80) до двух или одного.

Плод — многолистовка (рис. 1,*5*), дву- или иногда однолистовка, многоорешек или ягодообразный. У родов *диллення* (Dillenia) и *давилла* (Davilla) в образовании плода принимают участие сильно разросшиеся чашелистики, которые полностью окружают гинецей. Плод диллении напоминает яблоко (табл. 1), а у американского рода давилла — коробочку (рис. 1, *6*, *7*).

У многих диллениевых в каждом плодолистике достигает зрелости только одно семя,

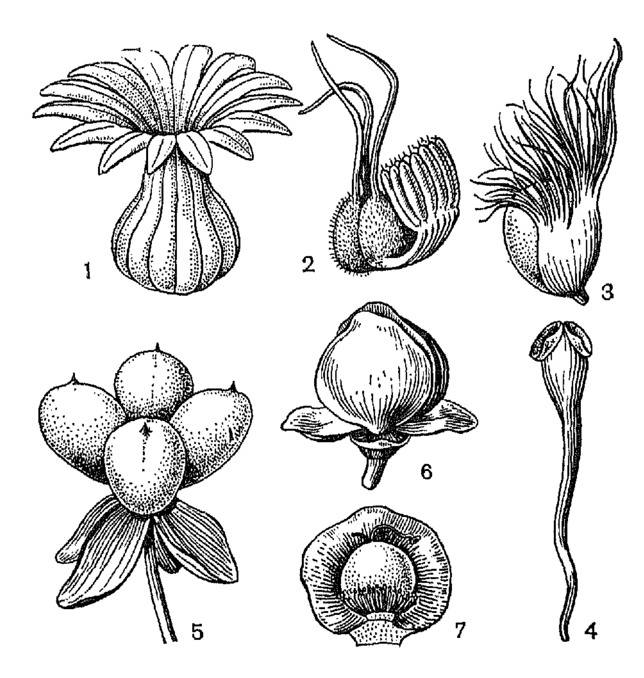



Рис. 1. Дилленневые.

Диллення индийская (Dillenia indica): *1* — гинецей. Шумахерия каштанолистная (Schumacheria castaneifolia): *2* — гинецей и зигоморфный андроцей. Тетрацера Буавена (Tetracera boiviniana): *3* — семя с ариллусом; *4* — тычинка. Тетрацера продолговатая (T. oblongata): *5* — плод. Давилла извилистал (Davilla flexuosa): *6* — плод; *7* — плод в разрезе.

остальные семязачатки отмирают на разных стадиях развития. Семена окружены хорошо развитым фуникулярным ариллусом, реже он отсутствует (дилления). Ариллус большей частью красный или оранжевый, разнообразный по форме и размерам (рис. 1, *3*). Зародыш прямой, крайне маленький, а эндосперм обильный.

Диллениевые разделяются на 2 подсемейства: тетрацеровые (Tetraceroideae) и диллениевые (Dillenioideae) — главным образом на основании строения тычинок. У представителей первого подсемейства гнезда пыльников разделены сильно расширенным связником и обычно расходящиеся (рис. 1,*4*). У представителей подсемейства диллениевые гнезда пыльников обычно тесно сближенные и параллельные, связник не расширен или редко немного расширен.

Подсемейство тетрацеровых включает ряд неотропических родов и пантропический род тетрацера. Все эти роды широко распространены в Центральной Америке (включая юг Мексики), Вест-Индии и в тропиках Южной Америки, особенно в Бразилии. Род тетрацера произрастает также в тропиках Африки, будучи там единственным представителем семейства, на острове Мадагаскар, юге Индии, острове Шри-Ланка, по всей Юго-Восточной Азии (до Южного Китая), на островах Новая Гвинея и Новая Каледония и на северо-востоке Австралии (карта 1).

Среди представителей этого подсемейства много лиан, особенно в роде долиокарпус (Doliocarpus), и лазящих кустарников; нередки и прямостоячие сильно ветвистые кустарники. И лишь два вида — *курателла американская* (Curatella americana) и *давилла крупноцветковая* (Davilla grandiflora) — небольшие деревья.

Подсемейство диллениевых распространено в Южной и Юго-Восточной Азии, Гималаях, на острове Мадагаскар, Маскаренских островах и в Австралии.

Род диллення (Dillenia, около 60 видов) очень широко распространен по всей Южной и Юго-Восточной Азии, достигая на севере южных склонов Гималаев и тропических районов Южного Китая. Некоторые виды встречаются на Мадагаскаре, Маскаренских островах, на островах Фиджи и в Северном Квинсленде (карта 1). Самым замечательным из них является *диллення индийская* (D. indica), широко распространенная в Южной и Юго-Восточной Азии. Это вечнозеленое дерево (высотой иногда до 30 м) с раскидистой округлой кроной и оранжево-коричневым или красноватым стволом. На верхушке его ветвей тесно расположены крупные гофрированные листья и одиночные ароматные цветки 15—20 см диаметром (табл. 1). Их белые лепестки окружают желтый шар из многочисленных (около 500) тычинок, который увенчан 14—20 длинными плоскими белыми, похожими на лепестки, звездообразно расходящимися столбиками. Цветки дилленни индийской считаются одними из самых красивых в растительном царстве. Линней, описавший это растение в качестве нового рода, назвал его в честь своего современника ботаника Диллениуса, профессора Оксфордского университета. Сочинения Диллениуса Линней неоднократно цитировал в своем знаменитом «Species plantarum». В работе «Critica botanica» Линней писал: «Dillenia flore et fructu omnium speciosissimo, ut Author inter Botanicos» («Диллення своими цветками и плодами также выделяется среди других родов, как Диллениус среди ботаников»).

Очень своеобразным у дилленни индийской (так же как и у других видов этого рода) является строение гинецея и плода. Гинецей (рис. 1, *1*) образован 14—20 ланцетовидными плодолистиками, расположенными вокруг конической центральной части цветоложа и сросшимися с ним и между собой своими брюшными частями. Плод состоит из несколько увеличенных в размерах плодолистиков и окружающих их сильно разросшихся мясистых чашелистиков. Он имеет шаровидную форму, достигает 8—10 см в диаметре и напоми-

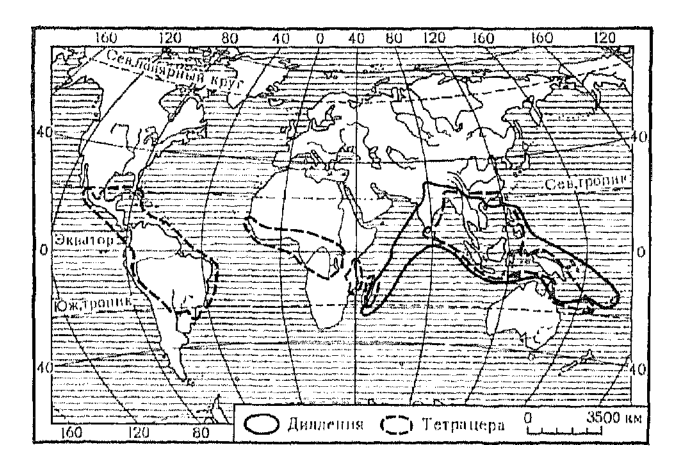
дает по внешнему виду крупное яблоко (см. табл. 1).

Кроме диллении, к подсемейству диллениевых относится еще 6 родов, в том числе большой род гиббертия и 4 вида оригинального австралийского рода *пахинема* (Pachynema). Виды рода пахинема — ксерофильные полукустарники и травы с редуцированными до мелких чешуй листьями и тонкими прутьевидными или уплощенными и расширенными, превращенными в филлокладии стеблями и ветвями.

Диллениевые характеризуются широким экологическим диапазоном, встречаясь от влажнотропических (дождевых) лесов до областей с весьма продолжительным засушливым периодом. Они растут на равнинах и холмах или на небольших (до 300—600 м над уровнем моря) высотах и горах, поднимаясь иногда до 1000—1500 м и очень редко до 2000 м, например *диллення горная* (D. montana). В дождевых лесах обитают многие представители рода диллення, целый ряд видов, преимущественно лиан и лазящих кустарников из родов долиокарпус, тетрацера и давилла, а также все виды рода акротрема. В болотистых лесах, на аллювиальных равнинах, затопляемых во время разлива рек, встречается *диллення сетчатая* (D. reticulata), имеющая ходульные корни высотой до 2 м. Замечательная особенность этого дерева состоит в том, что ходульные корни развиваются у него и в тех случаях, когда оно растет по склонам сухих холмов, вдали от рек.

Многочисленные представители диллениевых произрастают в сухих тропических лесах и саваннах. Обитателями муссонных лесов являются листопадные виды — *диллення пятипестичная* (D. pentagyna) и *диллення золотистая* (D. aurea). В саванновых лесах Новой Гвинеи растет *диллення крылатая* (D. alata). Кураделла американская и давилла крупноцветковая являются характерными растениями саванных лесов и саванн тропической Америки. В различных саванновых группировках встречаются представители родов тетрацера и давилла. Виды этих родов, а также представители рода долиокарпус часто произрастают по опушкам светлых лесов, в зарослях кустарников, сырых чащах, по берегам рек и вдоль дорог; нередко их можно встретить в галерейных африканских и южноамериканских лесах.

От условий обитания вида часто зависит форма его роста. *Тетрацера мадагаскарская* (T. madagascariensis) в девственных лесах Мадагаскара является лианой, достигающей крон самых высоких деревьев, но после сведения леса растет как кустарник. Азиатский вид *тетрацера лазящая* (T. scandens) может быть кустарником высотой до 2 м или длинной (до 30 м) лазящей или ползучей лианой.




Карта 1. Ареалы родов диллення и тетрацера.

В весьма различных экологических условиях растут представители рода гиббертия, и с этим связано значительное разнообразие их жизненных форм. Большинство видов населяет районы Австралии с засушливым континентальным климатом. Они встречаются в сухих склерофильных лесах с преобладанием эвкалиптов, в верещатниках, где доминируют низкорослые виды казуарин, в невысоких скрэбах, саваннах, по окраинам пустынь. Это, как правило, ксерофитные или полуксерофитные мелколистные, часто эрикоидные низкие кустарники, прямостоячие или стелющиеся, с многочисленными приспособлениями к перенесению длительной засухи. Во влажных эвкалиптовых и в дождевых тропических лесах встречаются немногие мезофильные представители гиббертий—лианы, кустарники (высотой до 2 м) и розеточные деревья (высотой до 6 м). Последние обитают во влажнотропических горных лесах Новой Каледонии.

Многие диллениевые являются долго и обильно цветущими растениями. Но всех их превосходит в этом отношении малезийская *диллення кустарниковидная* (D. suffruticosa) — крупный кустарник высотой до 10 м (иногда — дерево). Начав цвести в возрасте 3—4 лет, это растение цветет ежедневно в течение всей своей жизни, длящейся 50 и более лет. В одних и тех же его соцветиях имеются и бутоны, и раскрывшиеся цветки, и плоды. Цветок начинает раскрываться около 3 ч ночи. За час до восхода солнца он полностью распускается, но уже к 3—4 ч дня его лепестки опадают. Таким образом, цветение каждого отдельного цветка продолжается у этого вида менее полусуток. У некоторых других диллениевых лепестки опадают всего через несколько часов после

полного раскрытия цветка. Быстрое опадение лепестков — характерная биологическая особенность семейства. Интересно, что плод диллении кустарниковидной (многолистовка), созревающий за 36 дней, начинает раскрываться, так же как и цветок, около 3 ч ночи. Листовки его звездообразно расходятся и перед рассветом на ветвях кустарника можно видеть розово-красные 5—8-лучевые звезды — это раскрывшиеся розовые листовки, заполненные красными (из-за ариллусов) семенами. Объяснение этому замечательному явлению — совпадению времени раскрывания цветков и плодов — еще не дано.

Некоторые представители семейства диллениевых, в особенности листопадные виды, цветут в сухой сезон, когда растение уже сбросило листья, другие — только с наступлением периода дождей.

Диллениевые являются энтомофильными растениями: обилие красивых и обычно ароматных цветков не может не привлекать насекомых. По сообщению английского ботаника Дж. Корнера, цветки *диллении высокой* (D. excelsa) с необычайно приятным запахом, распространяющимся на большие расстояния, привлекают медоносных пчел для сбора пыльцы. Имеются сведения, что цветки некоторых дилленний опыляются птицами, которые кормятся их сочными лепестками. Диллення кустарниковидная опыляется пчелами, мелкими жуками и мухами. Мелкие жуки посещают цветки *гиббертии зверобоевидной* (Hibbertia hypericoides).

Несколько больше известно о распространении семян и плодов диллениевых. Плоды и семена диллении распространяются главным образом животными. Нераскрывающиеся плоды поедают млекопитающие, а снабженные ариллусом семена раскрывающихся плодов — птицы. Так, семена диллении кустарниковидной распространяются маленькими птицами, в особенности короткопалыми дроздами, которые склевывают с семян сочный ариллус. Причем птицы настолько быстро уносят семена из раскрывшихся до восхода солнца листовок, что уже к 9 ч утра трудно найти на кустарнике хотя бы одно семя. По аналогии с этим видом диллении можно предположить, что птицы способствуют расселению и других представителей семейства, чьи семена также более или менее полностью окружены ярко окрашенным ариллусом. У многих видов рода гиббертия ариллус окружает не все семя целиком, а только его основание и при этом он разнообразно утолщен. Такие семена, как установлено специальными наблюдениями, разносятся муравьями. Плоды диллении индийской, растущей обычно вдоль тропических водных потоков и рек, распространяются водой. Оказавшись на земле в период дождей, плод сгнивает и семена прорастают. В сухой жаркий сезон плод коричневеет, сморщивается и превращается в сухую массу. В его трещины заползают термиты, которые, не трогая семян, съедают мягкие части плода и наполняют его сухую кожицу землей. С первыми дождями семена прорастают внутри плода, в земле, принесенной термитами. Всходы с треском взламывают сухие стенки плода и выходят наружу. Считается, что плоды диллении индийской поедают дикие слоны, которые таким образом также способствуют их распространению. Возможно, поэтому плоды этого растения называют слоновым яблоком. Диллення индийская, диллення кустарниковая, многие другие виды семейства интенсивно расселяются и вегетативным путем — посредством обильной корневой поросли.

Высокоствольные представители этого семейства — *диллення индийская, диллення пятипестичная*, диллення крылатая и некоторые другие виды дают строительную древесину, используемую для деревянных конструкций и производства досок. Окрашенная в темно-красный и светло-коричневый цвета, она широко применяется для изготовления мебели и декоративной отделки интерьеров. Из древесины делают также лодки, плоты и деревянные части для ружей и, кроме того, она служит хорошим топливом. Инкрустированные кремнеземом сильно шероховатые листья куpателлы американской и ряда видов рода тетрацера используются как наждачная бумага для полировки дерева, рога и металла. Плоды диллении индийской, напоминающие по вкусу кислое яблоко, употребляют в пищу в сыром виде с добавлением сахара, используют для приготовления желе, джемов и прохладительных напитков, но особенно часто в качестве приправы к мясным и рыбным блюдам. Сок плодов, смешанный с сахаром и водой, применяют как микстуру от кашля. Подобным образом используют менее крупные плоды диллении пятипестичной и других видов этого рода. Листья диллении индийской являются ценным кормом для шелкопряда. Кора большинства видов диллениевых содержит много дубильных веществ, и ее используют для дубления кож и в качестве вяжущего средства.

Водяные лианы из родов долиокарпус и тетрацера, если сделать на их стволах надрез, дают очень свежий водянистый сок, прекрасно утоляющий жажду.

Дилленню индийскую с ее великолепными белыми цветками, дилленню золотистую и дилленню высокую широко разводят в тропиках Азии как декоративные деревья. Декоративными являются также некоторые виды рода гиббертия.

## СЕМЕЙСТВО КРОССОСОМОВЫЕ (CROSSOSOMATACEAE)

Представители семейства кроссосомовых обитают в засушливых областях юго-запада и отчасти запада США и в Мексике. В это семейство прежде включали только один род *кроссосома* (Crossosoma) с 3—4 видами. Но в последнее время американским ботаником Торном (1978) к нему были отнесены еще два рода. Одним из них является недавно описанный из Юго-Восточной Аризоны род *апахерия* (Apacheria). Другой род — *форзеллезия* (Forsellesia) — ранее рассматривался в составе бересклетовых. Таким образом, в современном понимании семейство кроссосомовых насчитывает 3 рода и 12—13 видов.

Кроссосомовые — это листопадные, нередко простертые, обычно сильно ветвистые кустарники высотой от 20 см до 1—3 м или небольшие (высотой до 5 м) деревца. Листья очередные (рис. 2,*1*), цельные (у рода апахерия супротивные и иногда трехлопастные), жесткие, обычно сизые, иногда колючие (род форзеллезия), без прилистников или с очень мелкими, длиной менее 1 мм, прилистниками (род апахерия и некоторые виды рода форзеллезия).

Цветки одиночные (рис. 2,*2*), расположенные или на концах коротких побегов или в пазухах листьев (виды рода форзеллезия), обоеполые или полигамные, 5-членные, редко 4-членные (род апахерия и некоторые виды рода форзеллезия). Чашелистики черепитчатые, большей частью яйцевидные, неопадающие. Интересной особенностью строения цветков кроссосомовых, хорошо отличающей их от диллениевых, является наличие короткой цветочной трубки — гипантия (как у представителей семейства розовых), образованной срастанием оснований чашелистиков. В верхней части трубки имеется железистый диск, к которому прикрепляются лепестки и тычинки. Лепестки черепитчатые, белые или розовые, опадающие. Тычинки многочисленные (15—50) или их 4—10 (род форзеллезия) или 8 (род апахерия), в 4—1 кругах и, в отличие от диллениевых, развивающиеся центростремительно. Пыльцевые зерна (2)3-бороздно-поровые, с сетчатой экзиной.

Гинецей апокарпный, обычно из 7—3 плодолистиков у рода кроссосома, 4 у рода апахерия и одного у рода форзеллезия; плодолистики с короткими столбиками и головчатыми или дисковидно-головчатыми, редко линейными (род апахерия) рыльцами. В каждом плодолистике имеется от многочисленных (род кроссосома) до 2—1 кампилотропных семязачатков. Плод — много- или однолистовка; листовки кожистые, гладкие, суженные в короткую ножку (род кроссосома) или сильно бороздчатые и сидячие. Семена снабжены крупным, сильно

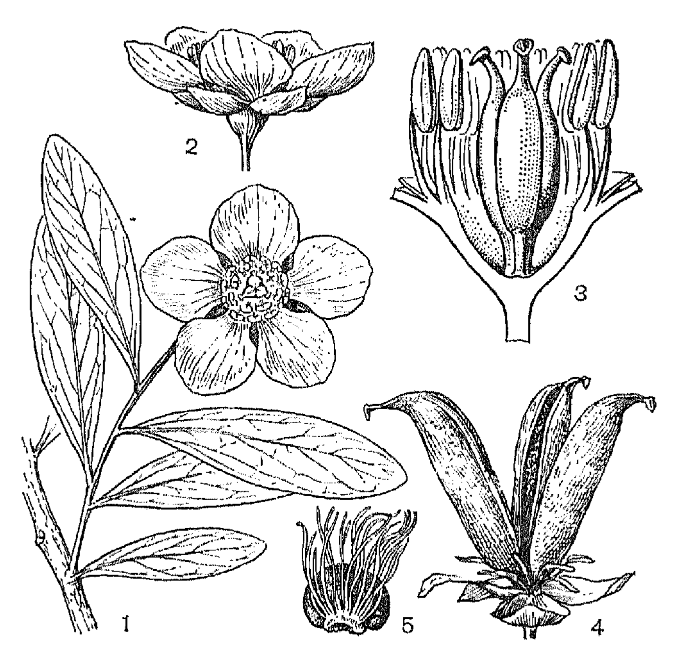


Рис. 2. Кроссосома калифорнийская (Crossosoma californica):

*1* — ветвь с цветком; *2* — цветок (вид сбоку); *3* — цветок в продольном разрезе (чашелистики и лепестки удалены); *4* — плод, состоящий из трех листовок; *5* — семя с ариллусом.

бахромчатым ариллусом (род кроссосома) (рис. 2, *5*) или маленьким, незаметным, обычно цельным. Зародыш согнутый, тонкий, средней величины, с довольно скудным (род кроссосома) или обильным эндоспермом.

Род кроссосома, включающий 3—4 вида, произрастает на юго-западе США (от Калифорнии и юга Невады до Аризоны) и северо-западе Мексики. Наиболее известна *кроссосома калифорнийская* (C. californica, рис. 2). Это исключительно островное растение, встречающееся на островах, прилегающих к Калифорнии,— Гуадалупе, Сан-Клементе и Санта-Каталина. Кустарник или небольшое деревце, высотой 1—5 м, с обильными, белыми, крупными (диаметром около 2,5 см) цветками.

Род форзеллезия насчитывает около 8 видов, распространенных в западных и южных районах США от штатов Вашингтон и Монтана на юг до Калифорнии и Техаса. Это в основном простертые спутанноветвистые кустарники с мелкими, часто колючими листьями и белыми цветками с узколанцетными лепестками длиной 3—9 мм. Обитают они в горах на высоте около 2500 м над уровнем моря, произрастая обычно в трещинах отвесных скал и скалистых склонов на известняковых, доломитовых, гранитных или вулканических горных породах.

Единственный вид рода апахерия — *апахерия чирикахуанская* (Apacheria chiricahuensis)—

представляет собой маленький, не более 50 см высотой, колючий кустарник с мелкими супротивными листьями и мелкими белыми цветками. Обитает это растение на юго-востоке Аризоны, в горах Чирикауа, в расселинах и на выступах скал.

Кроссосомовые имеют много общего с семейством розовые (Rosaceae), и некоторые ботаники, как Р. Торн (1976, 1977), включают их в порядок розовых (Rosales). Однако по совокупности своих признаков кроссосомовые все же ближе к диллениевым.

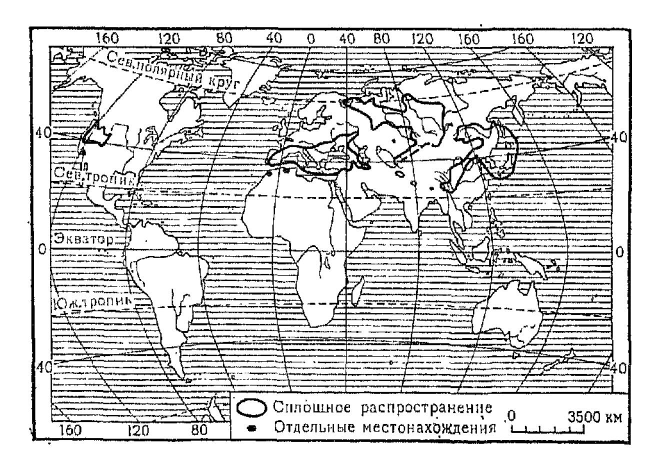
## ПОРЯДОК ПИОНОВЫЕ (PAEONIALES)

### СЕМЕЙСТВО ПИОНОВЫЕ (PAEONIACEAE)

В семействе один род *пион* (Paeonia), объединяющий около 40 видов. Некоторые виды пиона — листопадные кустарники, но большинство корневищные травы. Кустарниковые пионы распространены в Восточной Азии (Китай, Япония и Восточные Гималаи), где растут в лиственных лесах и кустарниковых зарослях, часто на высоте до 4000 м. Это листопадные кустарники высотой до 2 м, с одревесневшим, маловетвистым стеблем.

Травянистые пионы занимают большой ареал: все Средиземноморье, умеренные и субтропические районы Азии. Только два вида растут на западе Северной Америки. На территории СССР около 15 видов пиона, растущих в лесах и по их опушкам, на лесных полянках, на лесных и приречных лугах, в степях, по крутым каменистым склонам и кустарниковым зарослям. Несколько видов эндемичны для Кавказа, а один вид — для Крыма. Остальные виды имеют более широкий ареал (карта 2).

Травянистые пионы — геофиты: почки возобновления их скрыты под землей. По общему облику растений легко различается эволюционно более древняя мезоморфная линия и более молодая, ксеромезоморфная, хотя ксероморфность у пионов очень слабая. Например, эндемичный для Аджарии *пион крупнолистный* (P. macrophylla) имеет толстые, до 2 см, крепкие, ветвистые стебли, образующие обширный куст 1,5—2 м. У него большие листья (12—25 см), дважды, трижды перистораздельные на крупные доли (рис. 3, *4*). Это растение горных лесов. Молодые виды, вышедшие из леса в солнечные степи и на каменистые склоны, низкорослые (10—50 см), с мелкими листьями, рассеченными на узкие, тонкие, часто линейные, как у *пиона тонколистного* (P. tenuifolia, табл. 2), длинные доли (рис. 3, *3*). Растения покрыты сизым налетом или мелкими волосками, образующими на плодах густой войлок, как у встречающегося на Алтае и в Средней Азии *пиона гибридного* (P. hybrida). Осенью наземные побеги отмирают, утолщенные основания их погружаются в землю и становятся подземными многолетними побегами — корневищами с почками возобновления. Корневище может достигать в длину 6—12 см при толщине до 1 см, а у *пиона уклоняющегося*, или марьина корня (P. anomala),— до 8 см. На корневищах появляются придаточные корни, базальные части которых разрастаются в клубневидные утолщения или шишки. На концах клубней развиваются втягивающие корни — они втягивают ежегодно базальные части побегов, обеспечивая таким образом защиту почек на зимний период.




Карта 2. Ареал рода пион.

Листья пионов крупные, очередные, тройчатые, лишенные прилистников. Цветки крупные, верхушечные, обычно одиночные, иногда по нескольку, спиральные или спироциклические, обоеполые; чашелистиков 5, остающихся. Лепестков 5 или реже до 10 (редко до 13), крупные, от молочно-белых и желтых до пурпурных.

Андроцей образован многочисленными тычинками — до 200! В молодых цветочных бутонах закладывается 5 тычиночных зачатков. Затем в каждом из них образуется в центробежной последовательности множество бугорков, развивающихся в отдельную тычинку. Так возникает вторично многочленный андроцей. Во взрослом цветке пиона пучковый характер и базипетальное развитие андроцея уже неразличимы, хотя иногда заметно срастание оснований тычиночных нитей между собой или с околоцветником. В пыльниках образуются многочисленные пыльцевые зерна, часто с большим процентом стерильности за счет наруше-

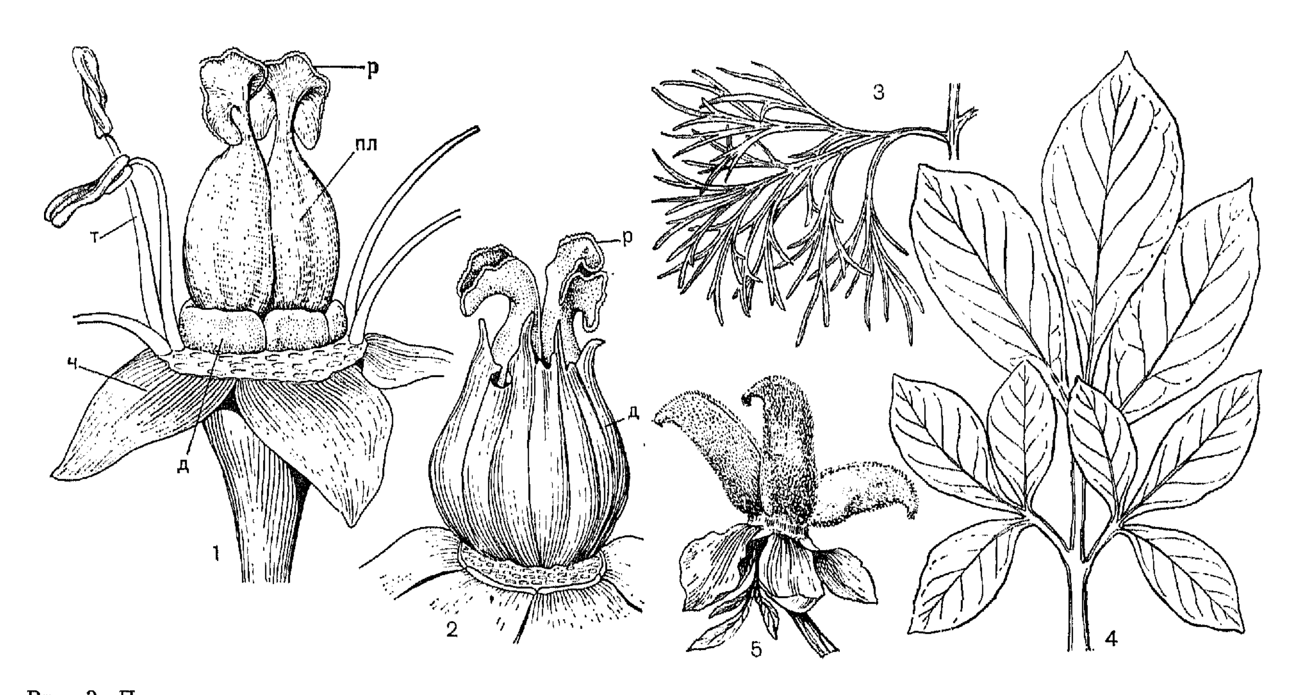



Рис. 3. Пионовые.

П и о н  у к л о н я ю щ и й с я (Paeonia anomala): *1* — фрагмент цветка. П и о н  п о л у к у с т а р н и к о в ы й (P. suffruticosa): *2* — фрагмент цветка; *т* — тычинка; *пл* — плодолистик; *р* — рыльце; *ч* — чашелистик; *д* — диск. П и о н  т о н к о л и с т н ы й (P. tenuifolia): *3* — фрагмент листа. П и о н  к р у п н о л и с т н ы й (P. macrophylla): *4* — общий вид листа. П и о н  м у ж с к о й (P. mascula): *5* — многолистовка.

ний в мейозе. Пыльники при вскрывании слегка закручиваются по спирали. Центр цветка занимает циклический апокарпный гинецей обычно из 2—5 плодолистиков (рис. 3, *1*). Плодолистики толстые, мясистые, иногда на ножке, с почти сидячими расширенными ярко окрашенными рыльцами. Поверхность рылец покрыта железистыми волосками, которые выделяют слизь; на ней прочно удерживается пыльца. В каждом плодолистике несколько семязачатков. Цветки пионов протандричны.

Своеобразно развитие зародыша, установленное в 1957 г. М. С. Я к о в л е в ы м и М. Д. И о ф ф е. При первых делениях зиготы делятся только ее ядра и образуется большая многоядерная клетка — ценоцит. Позже, в многоклеточной уже структуре, закладываются меристематические очаги нескольких зародышей, из которых лишь один достигает полного развития. Образование ценоцита на этой стадии — характерный признак пионовых.

Вокруг основания плодолистиков находится так называемый «диск», представленный наростами цветоложа различной величины и изрезанности (рис. 3, *1*, *2*). Обычно его отождествляют с нектарником. У кустарниковых пионов диск образует высокий кожистый «воротничок», закрывающий плодолистики до самых рылец. У травянистых пионов, помимо невысокого валикообразного диска, подобная ему ткань занимает пространство и между тычинками. Сведения о выделении нектара травянистыми видами весьма противоречивы. С одной стороны, отмечают полное отсутствие у них выделения нектара; с другой — у ряда видов в теплые солнечные дни наблюдалось обильное нектаровыделение, например у пиона уклоняющегося и у встречающегося в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке *пиона молочноцветкового* (P. lactiflora, табл. 2). На цветках этих видов активно работают шмели и пчелы, собирая пыльцу и нектар и осуществляя перекрестное опыление. Имеются сведения, что цветки китайского *пиона полукустарникового* (P. suffruticosa) опыляются жуками, которых привлекает сильно развитый у этого вида диск (рис. 3, *2*). Опыление жуками вполне вероятно также у других кустарниковых видов. У пионов может происходить и самоопыление, которому отчасти способствуют муравьи и мелкие жуки, нередко встречающиеся в цветках. Мелкие и крупные капли сладкой жидкости можно наблюдать у травянистых пионов на бутонах различной величины. Они выделяются гидатодами чашелистиков и привлекают множество муравьев.

Секреция нектара отмечена в цветках некоторых видов кустарниковых пионов. Но у этих видов ткань, образующая нектарник, не имеет типичного для секреторных клеток строения

и не обладает секреторной функцией. Нектар выделяется в просвет проводящих пучков тычинок, отмерших при нарастании на них тканей диска, и, следовательно, диск у этих видов не является железой. Каково же его назначение? Предполагают, что на родине кустарниковые пионы опыляются птицами и летучими мышами. Вероятно, сильно развитый диск выполняет здесь защитную функцию, дополнительно предохраняя семязачатки от поедания животными.

Плод у пиона — многолистовка (рис. 3, 5). В раскрывающихся плодах синие, черные или буро-коричневые семена четко выделяются на фоне мясисто-красных недоразвитых семян, привлекая птиц,— этим обеспечивается распространение семян и расселение растений. У некоторых видов контрастным фоном для семян служат чашелистики, приобретающие к моменту вскрывания плодов малиновую окраску различной интенсивности.

Размеры семян варьируют в пределах 1 см. Семена прорастают на второй-третий год, что связано с медленным развитием зародыша. Встречается надземное и подземное прорастание семян. Сеянцы развиваются медленно, и цветение наступает на 5—7-м году.

Пионы — любимые растения садов и парков. Культура пионов началась в глубокой древности в Китае. Садовые формы кустарниковых пионов происходят от китайского *пиона полукустарникового* (P. suffruticosa) с розово-белыми, крупными, ароматными цветками. На его основе выведено около 300 сортов. Большинство сортов травянистых пионов, а их более 10 000, происходит от пиона молочноцветкового и других китайских видов. В культуре пионы живут без пересадки до 100 лет.

Издавна известно лечебное действие лепестков *пиона лекарственного* (P. officinalis) и клубней пиона марьина корня. У некоторых народов клубни применялись как пряная приправа к мясным блюдам, а стебли и листья использовались для добывания зеленой краски.

Пионы — древняя, тупиковая ветвь эволюции с крайне несовершенным аппаратом размножения (медленное развитие сеянцев, длительное формирование почек возобновления, отсутствие однолетних форм) — требуют тщательного изучения и охраны.

## ПОРЯДОК ЧАЙНЫЕ (THEALES)

### СЕМЕЙСТВО ОХНОВЫЕ (OCHNACEAE)

Семейство охновых состоит из 35 родов и 400 видов, распространенных в тропиках и субтропиках, в особенности во влажнотропических лесах Южной и Юго-Восточной Азии, Западной Африки и Южной Америки (карта 3).

Это деревья, иногда очень крупные (*лофира высокая* — Lophira procera), кустарники, полукустарники, изредка травы. У древесных представителей семейства листья вечнозеленые, блестящие, простые, изредка перисторассеченные, всегда с прилистниками. Цветки обоеполые, обычно довольно крупные, иногда ярко окрашенные, у некоторых видов рода *охна* (Ochna) золотисто-желтые или красные (см. табл. 12). Чашелистики и лепестки обычно расположены по спирали или циклически; чашелистиков 5, редко 10—3; лепестков 5, редко 10—4. Тычинок много, иногда всего 10 или менее, расположенных в 2—5 рядов. Все они фертильные или частично превращены в стаминодии, иногда лепестковидные. Пыльники обычно открываются порами. Плодолистиков 5—2, реже 10—15, более или менее сросшихся, иногда (как у охны) только столбиками. Завязь 10-гнездная или же одногнездная. Семязачатков в плодолистике много или же всего один. Плод — коробочка, ягода или же многокостянка (табл. 2). Семена обычно крылатые, с эндоспермом или безбелковые, с крупным зародышем.

Механизм опыления и опылители не изучены.

Типовой род охна (Ochna, рис. 4), но более примитивным по строению гинецея и андроцея признан род *уратея* (Ouratea). Другие роды обладают филогенетически более подвинутыми признаками.

Семейство подразделяется на 5 триб, в которых можно различить две группы.

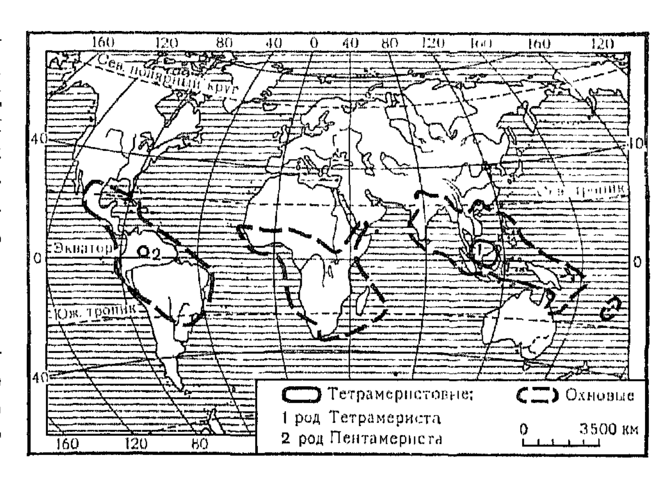
Первая группа характеризуется главным образом отсутствием эндосперма. К ней относится, во-первых, триба собственно охновые (Ochneae). У представителей этой трибы ось цветка удлинена, а после цветения утолщается, несет сидячие костянковидные плоды. Род охна заключает около 95 видов, распространенных преимущественно в тропиках; некоторые виды встречаются в Капской флористической области. *Охна многоцветковая* (O. multiflora) из тропической Южной Америки — красивое дерево с золотисто-желтыми цветками, охотно разводится в садах, если позволяет климат, или в оранжереях. Род уратея содержит около 200 видов. В отличие от рода охн, имеющих много тычинок, у уратеи их всего 10. Этот род имеет пантропическое распространение.

Триба лофировых (Lophireae) иногда обособляется в самостоятельное семейство (Lophiraceae). Главные признаки: плодолистиков 2,

но завязь с недоразвитой перегородкой; семязачатков 10—20; имеется подпестичный диск, тычинок много. К трибе относится один род *лофира* (Lophira), свойственный тропической Африке. Видов всего два. Первый — *лофира высокая* (L. procera), встречающаяся во влажнотропических лесах Западной Африки. Это типичное для таких лесов высокоствольное (до 40—50 м) дерево, с досковидными корнями, гладкой, светлой и тонкой корой и компактной кроной, достигающей верхнего полога леса. Другой вид — *лофира ланцетная* (L. lanceolata) — ниже ростом и более ксероморфна по своим признакам. Кора темная, сравнительно плотная и трещиновато-морщинистая. Растет в сухих полулистопадных лесах и саваннах. Лофира дает ценную древесину, известную под названием «африканского дуба». Древесина не повреждается термитами, но подвержена поражению грибными болезнями. Из семян получают техническое масло.

К трибе эльвазиевых (Elvasieae) относится род *эльвазия* (Elvasia), состоящий из 10 видов, встречающихся в тропической Южной Америке. У видов этого рода плодолистиков 5—4, иногда 2. Завязь 2—5-гнездная; в каждом гнезде по одному семязачатку. Тычинок 8—20.

Вторая группа триб и родов семейства охновых обладает семенами с эндоспермом. В состав относящейся сюда трибы люксембурговых (Luxemburgieae) входит несколько родов, имеющих по 5—3 плодолистика и 5—3- или одногнездную завязь, развивающуюся в плод-коробочку. Семязачатки многочисленные. Род *годойя* (Godoya) состоит из 5 видов, свойственных Андам Южной Америки (один из них растет в Колумбии). Род *шурмансия* (Schuurmansia), состоящий из 3 видов, широко распространен от Малезии до Новой Гвинеи. *Лейтгебия гайанская* (Leitgebia guianensis) — монотипный род, свойственный вершинам гор Рорайма в Гайане (Южная Америка). К роду *соважезия* (Souvagesia) причисляются 25 видов, один из которых — *соважезия прямая* (S. erecta) — распространен в тропиках всей Америки и Африки. Бразильский род *лаврадия* (Lavradia) состоит из 7 видов, при этом наиболее широко распространенным является горный вид *лаврадия волосовидная* (L. capillaris). В Бразилии же, а также в Венесуэле встречаются 20 видов рода *люксембургия* (Luxemburgia). Характерный признак рода — тычинки, соединенные в полукольцо вокруг завязи. Главнейшие признаки трибы эвтемидовые (Euthemideae) — плодолистиков 5—4, завязь 5—4-гнездная, семязачатки в числе 1 в каждом гнезде. Плоды — костянки. К роду *эвтемис* (Euthemis) относятся 3 вида, встречающиеся в Юго-Восточной Азии.




Карта 3. Ареалы семейств тетрамеристовых и охновых.

## СЕМЕЙСТВО ДИОНКОФИЛЛОВЫЕ (DIONCOPHYLLACEAE)

Это оригинальное семейство, насчитывающее всего 3 монотипных рода, распространено в тропической Западной Африке. Все дионкофилловые — кустарники, приспособившиеся к лазящему образу жизни при помощи усиков листового происхождения. Усики представляют собой модифицированную среднюю жилку листа, раздвоенную наверху и закрученную в форме якоря (рис. 5, *1*). При помощи их *дионкофиллум* (Dioncophyllum) и *трифиофиллум* (Triphyophyllum) взбираются на самый верх 30—40-метровых деревьев, вынося цветки и плоды к солнцу из сумрака тропического леса. Простые, продолговатые, цельные листья располагаются на стебле в очередном порядке. Только виды трифиофиллума гетерофилльные. Листья и стебель иногда опушены железистыми волосками. Обоеполые, актиноморфные цветки, снабженные маленькими или средних размеров прицветниками, собраны в довольно рыхлые, пазушные верхоцветные соцветия. Околоцветник состоит из 5 свободных или частично сросшихся створчатых, неопадающих чашелистиков и такого же числа свободных, скрученных лепестков. Внутри венчика находятся 10 или реже 25—30, как правило, длинных тычинок. Продолговато-линейные или коротко-эллипсоидальные пыльники раскрываются продольной щелью. Паракарпный гинецей состоит из 2 или 5 плодолистиков. Верхняя завязь с многочисленными анатропными семязачатками. Плод у дионкофилловых — коробочка, раскрывающаяся 2 или 5 створками. Семена с крупным зародышем, обильным эндоспермом и воздушной полостью вокруг семядолей.

Растут дионкофилловые в дождевых лесах, нередко поднимаясь на высоту 500—600 м над

уровнем моря. Их можно встретить и на обрывистых берегах рек и потоков, где они растут на гранитных, сланцевых и гнейсовых обнажениях. Дионкофиллум и трифиофиллум — типичные лесные лианы, а *хабропеталум* (Habropetalum) растет среди низкорослых кустарников на песчаных морских побережьях или образует запутанные кустарниковые заросли на открытых пространствах с редкой травянистой растительностью. Особую привлекательность этому кустарнику придают многочисленные, белые, душистые цветки. Открываясь рано утром, они опадают к середине дня, сменяясь другими, раскрывающимися после полудни и осыпающимися только на рассвете.

Рис. 4. Охна андравиненская (Ochna andravinensis): *1* — ветка с соцветиями и листьями; *2* — цветок (с тычинками и столбиком); *3* — цветок с молодой завязью (в разрезе); *4* — околоцветник; *5* — тычинка (с пыльником).

Плоды раскрываются незрелыми, выставляя наружу маленькие, торчащие на ножках, дисковидные семена. При созревании те и другие сильно разрастаются, придавая необычный вид зрелым плодам, со створок которых на длинных ножках свисают очень крупные, диаметром до 10 см, плоские семена. Особенно наряден в период плодоношения *трифиофиллум щитовидный* (T. peltatum) с ярко-красными и розовыми семенами. Легкие, несмотря на размеры, семена этих растений разносятся ветром и водой.

Особый интерес представляет трифиофиллум с листьями 3 типов (рис. 5, *3—4*). Взрослые листья этой крупной, достигающей в длину 50 м лианы сходны по форме с листьями других дионкофилловых. На молодых растениях и коротких побегах вырастают ювенильные листья двух других типов. Сначала появляются крупные, длиной до 35 см, продолговато-ланцетовидные, ксероморфные листья, а перед началом дождевого сезона возникают пучки своеобразных, редуцированных листьев, сплошь усыпанных крупными сидячими или приподнятыми на ножках желёзками. Закрученные, как бархатистые хвостики обезьян, они постепенно выпрямляются и торчат в виде длинных, длиной до 30 см, ощетинившихся нитей. Головчатые, приподнятые на ножках желёзки выделяют капельки липкой жидкости, содержащей пищеварительные ферменты. К ним прилипают мелкие насекомые, чьи отчаянные попытки освободиться приводят лишь к более активному выделению секреторной жидкости. Долгое время функция этих листьев была неясна, и только в 1979 г. Иоланте Хеслоп-Харрисон с группой сотрудников удалось выяснить их назначение. Установленная идентичность строения желёзок и состава выделяемых им энзимов у трифиофиллума, росянки и дрозофиллума, так же как обнаружение на листьях большого числа мертвых насекомых, указывает на их вероятную насекомоядность. В пользу данного предположения говорит и развитие железистых листьев только на молодых или

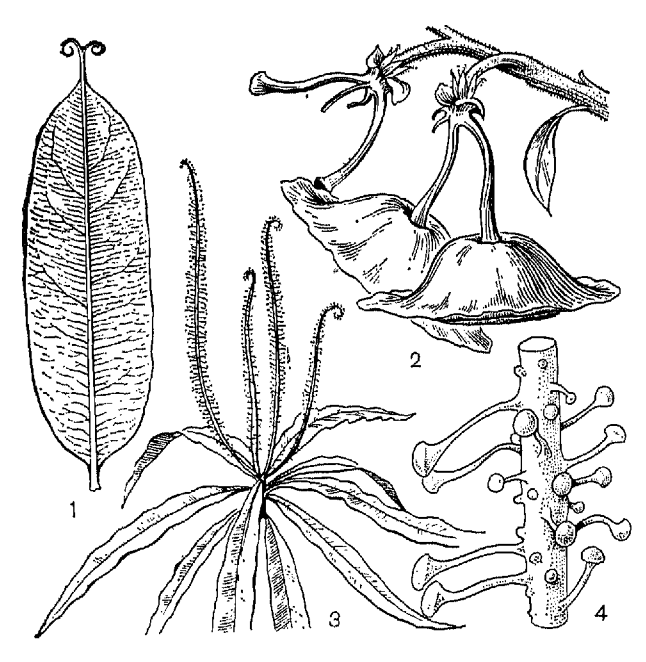
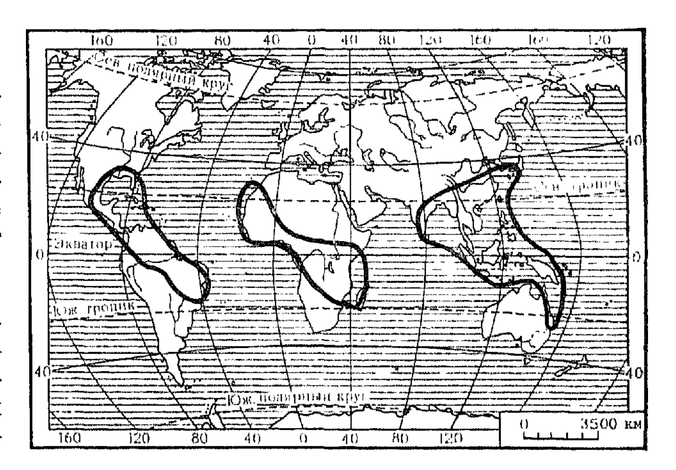



Рис. 5. Дионкофилловые.
Хабропеталум Доу (Habropetalum dawei): *1* — лист со средней жилкой, оканчивающейся двумя крючками; *2* — ветвь с раскрывающимися плодами (на длинных ножках свисают 2 крупных семени). Трифиофиллум щитовидный (Triphyophyllum peltatum): *3* — молодой побег с листьями двух типов (продолговатоланцетовидными и железистыми); *4* — часть железистого листа (увеличено в 10 раз) с сидячими и приподнятыми на ножках желёзками.

поврежденных растениях, нуждающихся для перехода от ювенильной стадии к взрослой, быстро лазящей лиане в дополнительных источниках питания. Листья эти недолговечны. Выполнив свои функции, снабдив растения недостающими для его роста и развития питательными веществами, они отмирают. Если первые два типа фотосинтезирующих листьев живут на растении несколько месяцев, то железистые листья опадают уже через 3—6 недель.

Дионкофилловые не имеют большого практического значения. Гибкие стебли *хабропеталума Д о у* (H. dawei) местные жители используют вместо верёвок, а внутреннюю кору и листья трифиофиллума щитовидного применяют в народной медицине.




Карта 4. Ареал семейства чайных.

## СЕМЕЙСТВО ЧАЙНЫЕ (THEACEAE)

К семейству чайных (Theaceae) относятся невысокие или средней высоты (до 30 м) деревья или кустарники с простыми или очередными кожистыми листьями. Цветки обычно одиночные, актиноморфные и обыкновенно довольно крупные, белые, розовые, изредка темно-красные. Чашечка 5—7-членная, с черепитчатыми долями, при плодах остающимися. Венчик обычно 5-членный; иногда лепестков 4, 9 или даже больше. Тычинок много, изредка не более 5—10, свободных или соединенных. Завязь 2-, 3-, 5-гнездная или многогнездная. Столбиков обычно столько же, свободных или соединенных. Семязачатков на семяносце 2 или более. Зародыш обычно изогнутый. Семя без эндосперма или с небольшим белком. Плод — коробочка или сухая костянка, иногда ягода.

Все чайные — перекрестноопыляемые растения. Агенты-опылители — пчелы, осы, мухи, иногда муравьи, жуки. Сведений о механизме опыления, в особенности у тропических деревьев, почти нет. Гибриды чайного дерева, используемые на плантациях, были получены искусственно (без участия насекомых). Известны и спонтанные гибриды, но как они возникли, точных сведений нет.

Семейство чайных включает 16 родов и около 500 видов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках Старого и Нового Света. Некоторые представители свойственны умеренному поясу Северной Америки и Восточной Азии (карта 4).

По современным воззрениям, систематический состав семейства чайных ограничивается только двумя подсемействами. Первое подсемейство чайные (Theoideae) характеризуется подвижными пыльниками и раскрывающимся по гнездам плодом-коробочкой или сухой костянкой. Для второго подсемейства — тернстрэмиевых (Ternstroemioideae) — характерны неподвижные пыльники и нераскрывающийся ягодообразный или такой же, но сухой плод.

Самыми популярными растениями семейства чайных являются, конечно, *чайное дерево*, или *чайный куст* (*Thea* sinensis). Наибольшее практическое значение имеет, безо всякого сомнения, *чай*. Чай правильнее всего считать монотипным родом. Что касается других «видов», то это, вероятнее, только разновидности и сорта все того же самого чая китайского. Более других интересна ассамская разновидность (Thea sinensis var. assamica).

А. Н. К р а с н о в — автор капитального труда о чайном растении и его мировой культуре считал родиной чая леса из субтропических дубов на всем пространстве юга Восточной Азии, от Гималаев до Японии. Более точно, к чему склонялся и Краснов, родиной чая надо признать лесные районы Ассама, Бирмы, китайской провинции Юньнань и Северный Вьетнам. О том, что указанная область и есть настоящая родина чайного растения, говорят многие данные. Здешний дикорастущий чай — настоящее дерево со стволом до 50—60 см в диаметре, но не более 10 м в высоту. Дерево это встречается под пологом субтропического леса, состоящего из вечнозеленых дубов и лавровых, а также деревьев из семейства чайных. Это, кроме самого чая, *схима Валлиха* (Schima wallichii), *гордония* (Gordonia) и др. Растущая тут ассамская разновидность чая является наименее холодоустойчивой; листья ее скорее перепончатые, чем кожистые, и более крупные, чем у китайской и других разновидностей. В филогенетическом отношении ассамская разновидность считается первичной.

На юге китайской провинции Юньнань дикорастущий чай, образующий подлесок в здешних лесах, вводится в культуру подсадкой новых растений под полог этих лесов. Здесь

культурный чай ничем не отличается от маточных дикорастущих деревьев. Но в странах, где чайное производство поставлено на научную основу, например в Шри-Ланке, уже давно путем гибридизации и клоновой селекции с последующим вегетативным размножением получен ряд стандартных сортов для различных конкретных чайных плантаций, с учетом высотных климатических поясов и всех других местных условий. Маточные растения, с которых берут черенки, тщательно охраняются для дальнейшего размножения. Дикорастущий чай широко используется во Вьетнаме.

Культурные сорта чайного растения морфологически мало отличаются от дикорастущего предка. Если дикорастущий чай — дерево, то культурный уже просто в силу постоянного срезания молодых листьев и коротких побегов — по форме роста кустарник. У дикорастущего чая листья крупнее и мягче, длиной до 15 см. У обычных же культурных китайских чаев листья бывают даже короче 5 см. И там и здесь листья очередные, продолговато-эллиптические, заостренные. Цветки крупные, диаметром до 4 см и более, со слабым ароматом, белые, одиночные или по 2—3. Чашелистиков 5—6, лепестков же бывает и до 9. Плод — 3—5-гнездная коробочка, в каждом гнезде которой находится по одному шаровидному семени с твердой оболочкой. В тропиках цветение чая происходит в любое время года и продолжается несколько месяцев. На плантациях, где чай подвергается регулярной подстрижке или снятию флеша, т. е. молодых листьев и веточек, растение цветет слабо и нерегулярно. Оставленные на семена кусты чая плодоносят (в северном полушарии) в декабре — январе.

Важнейшими районами культуры чая являются Индия, Пакистан, Шри-Ланка, юг КНР, Япония, Индонезия, отчасти Вьетнам. Разводят чай также в Африке, Аргентине, Перу, кое-где в Иране, Турции и странах Ближнего Востока.

В пределах СССР чайные плантации развиты на Черноморском побережье Кавказа (от Лазаревского района до Чаквы и Батуми), в Лагодехском и Закатальском районах Закавказья, в Ленкоранском районе в предгорьях Талыша. Проводились опыты культуры также в Закарпатье и на юге Средней Азии. На равнинных участках сбор чайного листа механизирован, на более или менее крутых склонах чай собирают вручную.

Главнейшими группами сортов чая являются черный, наиболее популярный в Европе и США, затем излюбленный в Средней Азии зеленый чай, а также «кирпичный» и плиточный чаи, изготовляемые как из низкосортных чаев, так и из зеленого листа. Так называемый «цветочный чай» к цветкам чайного растения не имеет никакого отношения. Его изготовляют из самых нежных верхушек листьев; при заварке настой приобретает золотистый оттенок и особый аромат. Иногда чай искусственно ароматизируют, добавляя для «отдушки» высушенные цветки настоящего жасмина (Jasminum officinale) или же цветки дерева также из семейства маслинных — османтуса душистого (Osmanthus fragrans) родом из Восточной и Юго-Восточной Азии, разводимого в других странах, в том числе в СССР на Черноморском побережье Кавказа.

Мировой славой пользуются индийские, цейлонские (из Шри-Ланки) и китайские сорта чая. Производимые в СССР чайные сорта обозначаются по месту расположения плантаций и подразделяются на 2—3 сорта. Это чай грузинский, краснодарский, азербайджанский и пр. Так как чай — культура теплолюбивая, то сорта тропического происхождения пока по своему качеству (крепости заварки, цвету настоя, аромату) вне всякого сравнения.

Второе место по практической ценности после чая среди представителей семейства чайных занимает, несомненно, *камелия* (виды и сорта рода Camellia). В систематическом отношении этот род наиболее близок к роду чай (Thea) и некоторыми ботаниками соединяется в один род под общим названием камелия (Camellia). Наиболее наглядным отличием является в сущности только то, что у чая листья почти сидячие, а у камелий — черешковые. У первого из этих родов чашелистики при плодах остающиеся, у второго — опадающие. Камелии являются первоклассными декоративными растениями. Это вечнозеленые деревца или кустарники. Венчик крупный и окрашен во все оттенки от чисто-белого и бледно-розового до ярко-красного, карминового и темно-бордового.

Из 80 видов камелий, свойственных флоре Восточной Азии, в СССР встречается 5: два вида из Японии — *камелия японская* (C. japonica), *камелия сасанква* (C. sasanqua, табл. 3) и три из Китая — *камелия сетчатая* (C. reticulata), *камелия салуенская* (C. saluenensis), *камелия масличная* (C. oleifera). Широко культивируются пока главным образом японские виды и сорта; китайские виды составляют большую редкость, между тем у себя на родине только в одной провинции Юньнань известно много красивейших сортов.

В качестве декоративного растения весьма желательна в культуре в СССР *франклиния алатамаха* (Franklinia alatamaha, табл. 3) родом из Северной Америки (родовое название посвящено Бенджамину Франклину). Это красивое небольшое деревце до 1790 г. (по другим

данным до 1806 г.) росло дико в штатах Джорджия и Флорида (США), описано из окрестностей форта Баррингтон. В настоящее время встречается изредка только в культуре, например в Нью-Йоркском ботаническом саду. Деревце раскидисто ветвится. Листья сидячие, опадающие (не вечнозеленые), продолговато-клиновидные, мелко- и остропильчатые, сверху блестящие, снизу тускло-серые, перепончатые (не кожистые). Венчик крупный, белый, снаружи и внизу, как и чашечка, шелковисто опушенный. Коробочка шаровидная. Растение является ярким примером угрозы полного уничтожения, которой подвергаются редкие растения дикой природы даже в таких высокоразвитых странах, как США.

К подсемейству чайных (Theoideae), кроме указанных выше родов, относятся также деревья, иногда довольно крупные, свойственные тропическим лесам Азии и Америки. Это *схима* (Schima), *гордония* (Gordonia), *лаплацея* (Laplacea), *полиспора* (Polyspora), *пиренария* (Pyrenaria). Самым крупным деревом (высотой до 30 м) является *схима Валлиха* (S. wallichii), свойственная тропическим лесам Восточных Гималаев, Ассама, китайской провинции Юньнань, Индокитая, а также Шри-Ланки.

На острове Ява близ ботанического сада Чибодас на склонах вулкана Геде, где немецкий ботаник А. Ф. Ш и м п е р исследовал и откуда описал впервые влажнотропический лес, названный им «тропическим дождевым лесом», снизу до высоты 1400 м над уровнем моря этот лес еще сохраняет все свои характерные черты: гигантские деревья высотой до 65 м, особенно расамала (Altingia excelsa), дизоксилум (Disoxylum) и другие, последний — с огромными досковидными корнями. Но выше по склону и почти до вершины горы здесь начинают преобладать вечнозеленые дубы, лавровые и особенно уже упомянутая схима. Подобные же леса со схимой в их составе хорошо развиты в Юньнани по водоразделу рек Меконга и Салуина и вообще в тропическом Китае. Но на острове Тайвань в сходных лесах растет уже другой вид схимы — *схима великолепная* (S. superba, рис. 6).

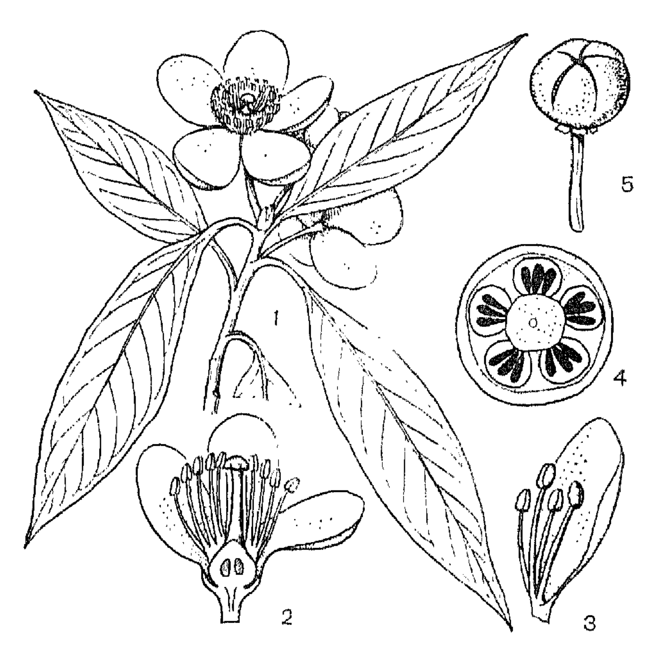



Рис. 6. Схима великолепная (Schima superba):
*1* — ветка с цветками и листьями; *2* — цветок в продольном разрезе; *3* — лепесток и часть тычинок; *4* — завязь в поперечном разрезе; *5* — зрелый плод.

Второе подсемейство — тернстрэмиевые (Ternstroemioideae) — заключает обширный пантропический род *тернстрэмия* (Ternstroemia), к которому относится около 130 видов, затем состоящий из трех видов азиатский тропический род *аннеслея* (Anneslea), монотипный род *сладения* (Sladenia), свойственный Бирме и югу Китая. Далее из трибы адинандровых (Adinandreae) известно 8 родов: *адинандра* (Adinandra) с 70 видами из тропической и субтропической Азии и (один вид) из бассейна реки Конго в Африке. Сюда же относятся три больших рода: *эврия* (Eurya) из 100 видов, *клейера* (Cleyera) из 16 видов, *фрезиера* (Freziera) из 35 видов. Первый из этих родов тропический азиатский, второй тоже азиатский, а третий — южноамериканский. Олиготипный род *бальтасария* (Balthasaria, 3 вида) из тропической Африки и монотипный род *виснеа* (Visnea) с островов Тенерифе и Мадейра дополняют систематический состав родов из трибы адинандровых.

Из Китая сравнительно недавно был описан ряд родов семейства чайных, отчасти с не вполне ясными систематическими связями: *калиосокарпус* (Kaliosocarpus), *парапиквеция* (Parapiquetia), *тутчерия* (Tutcheria), *юннанея* (Yunnanea). Еще раньше установлены роды *синопиренария* (Sinopyrenaria) и *хартия* (Hartia).

Почти все представители семейства чайные — вечнозеленые деревья или кустарники, свойственные преимущественно горным тропическим и субтропическим лесам. Лишь виды родов стюартия и франклиния — листопадные деревья или крупные кустарники из областей с тепло-умеренным климатом.

По жизненным формам семейство чайных однообразно (деревья и кустарники). К лианам относится только монотипный род *астеропейя* (Asteropeia), выделенный в особое семейство. Другой монотипный род — *пеллициера* (Pelliciera) — также обособлен в отдельное семейство. Это типичное мангровое дерево с ходульными корнями, как у ризофоры (Rhizophora).

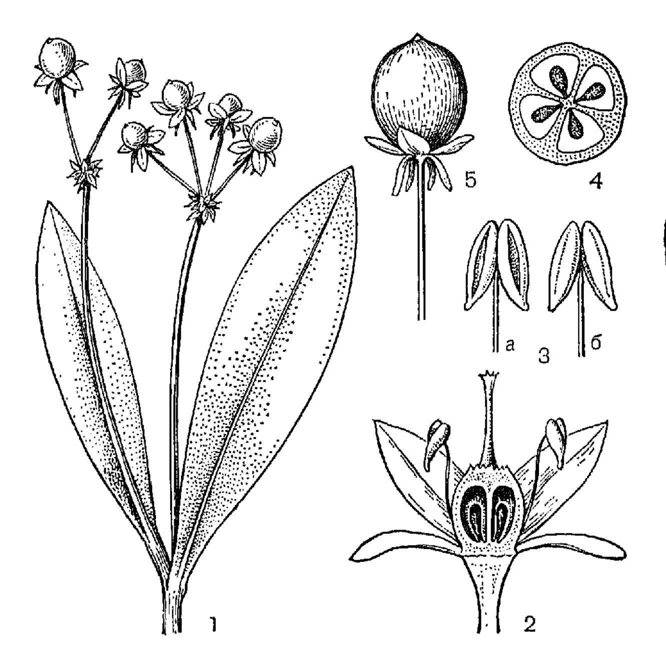



Рис. 7. Тетрамериста голая (Tetramerista glabra):

*1* — плодоносящая ветвь; *2* — цветок (в продольном разрезе); *3* — пыльник (*а* — с брюшной стороны, *б* — со спинки); *4* — завязь в поперечном разрезе (видны семязачатки); *5* — плод с остатками околоцветника.

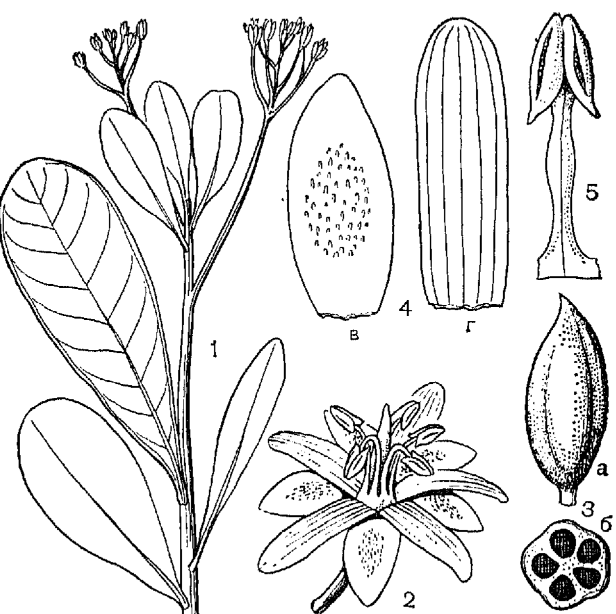



Рис. 8. Пентамериста неотропическая (Pentamerista neotropica):

*1* — ветка с соцветиями и листьями; *2* — раскрытый цветок; *3* — завязь (*а* — снаружи, *б* — в поперечном разрезе); *4* — листочек околоцветника (*в* — наружный, *г* — внутренний); *5* — тычинка (с пыльником с брюшной стороны).

## СЕМЕЙСТВО ТЕТРАМЕРИСТОВЫЕ (TETRAMERISTACEAE)

Минуло уже более ста лет со времени описания рода *тетрамериста* (Tetramerista) с видом *тетрамериста голая* (T. glabra, рис. 7) из Юго-Восточной Азии, но лишь в 1959 г. этот род был выделен из семейства чайных, куда его первоначально отнесли, в особое и, как тогда считали, эндемичное для тропиков Азии семейство тетрамеристовые (Tetrameristaceae). В 1972 г. в результате новейших исследований американского ботаника Б. Магвайра был обнаружен и описан другой род семейства — *пентамериста* (Pentamerista) — из саванн Венесуэлы, а единственный вид рода получил название *пентамериста неотропическая* (P. neotropica, рис. 8, карта 3).

Принадлежность родов тетрамериста и пентамериста к одному и тому же семейству тетрамеристовых доказана тщательным морфологическим и анатомическим изучением. Таким образом исчезло основание считать семейство тетрамеристовые эндемичным для тропиков Азии. Семейство оказалось пантропическим, азиатско-американским. Открытие доктора Магвайра явилось настоящей ботанической сенсацией.

От семейства чайных (подсемейства чаевых), которому свойственны подвижные, широкояйцевидные пыльники и плод-коробочка, раскрывающаяся по ее гнездам или твердая, нераскрывающаяся, семейство тетрамеристовых, в современном его объеме, отличается неподвижными удлиненными пыльниками с разрастающимися связником и ягодообразным односемянным плодом.

У тетрамеристы цветки четырехмерные во всех частях. Прицветники в соцветии и чашелистики, остающиеся после цветения. Семена сплющенные, широкопродолговатые в поперечном сечении. Пыльники с желёзкой у основания гнезд. Столбик с четырехраздельным рыльцем. Листья продолговатые, суженные к основанию, слабозаостренные. Дерево со стволом высотой до 30 м и диаметром до 1 м. Произрастает во влажнотропических лесах Юго-Восточной Азии.

У пентамеристы цветки пятимерные. Прицветники и чашелистики после соцветия остающиеся. Семена в поперечном сечении тупотреугольные. Пыльники у основания без желёзок. Столбик с цельным рыльцем. Листья обратнояйцевидные, тупые на верхушке. Дерево высотой до 15 м. Растет в саваннах тропической Южной Америки.

Семейство тетрамеристовые, состоящее только из двух родов и двух видов, имеет исключительный теоретический интерес в систематическом, филогенетическом и фитогеографическом отношении. Его представители должны нахо-

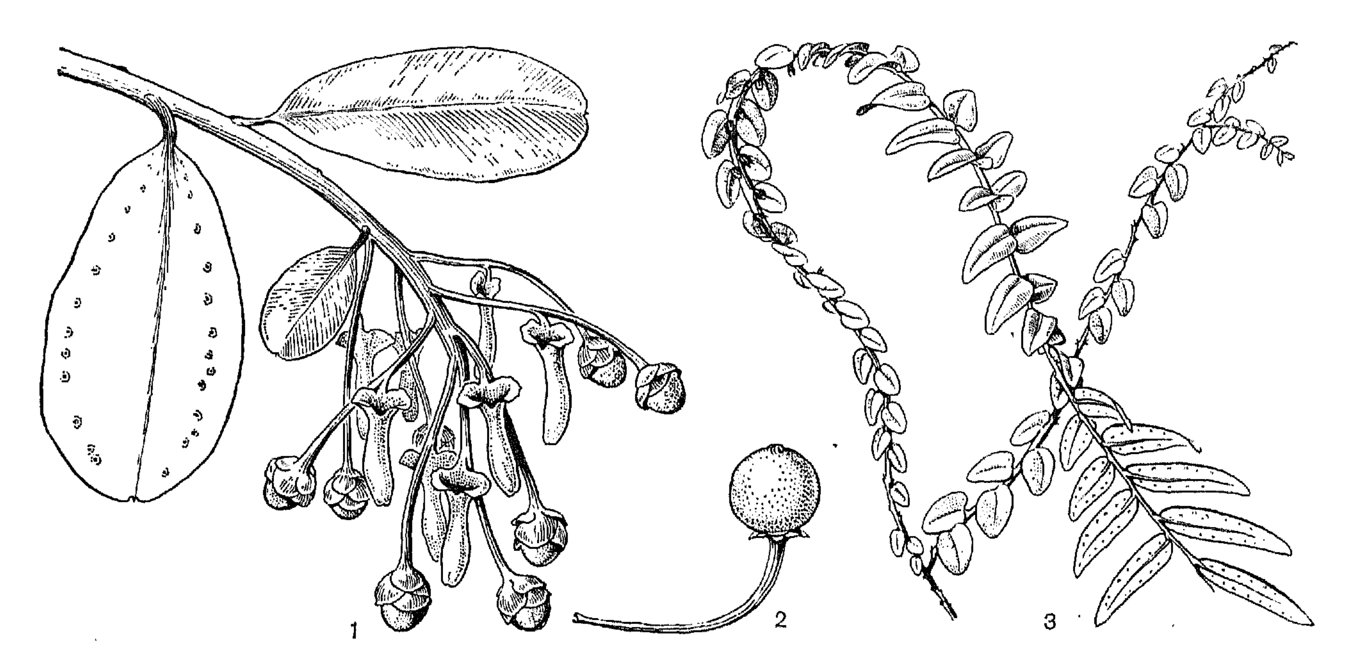



Рис. 9. Маркгравиевые.

Норантея цветоносная (Norantea peduncularis): *1* — соцветие. Маркгравия прямоцветковая (Marcgravia rectiflora): *2* — плод. Маркгравия изящная (M. picta): *3* — диморфизм листьев.

диться под охраной, оберегаться от случайного уничтожения. Практическое значение тетрамеристы и пентамеристы невелико. Деревья ни в каком случае не должны подвергаться рубке вместе с другими, более широко распространенными, древесными породами влажнотропических лесов в Азии и саванн в Америке.

## СЕМЕЙСТВО МАРКГРАВИЕВЫЕ (MARCGRAVIACEAE)

Своеобразие облика и особенностей строения, присущее представителям этого семейства, делает семейство маркгравиевых исключительно естественным. Все 5 родов и около 125 видов обитают в тропических лесах Центральной и Южной Америки. Это лазящие, лианоподобные древесные растения, часто эпифиты, реже прямостоячие кустарники или стелющиеся по скалистому субстрату формы с гибкими, распростертыми ветвями. Они обитают в дождевых и горных лесах, часто на высотах 600—2500 м.

У части представителей семейства выражен диморфизм побегов и гетерофиллия, особенно характерные для представителей рода *маркгравия* (Marcgravia, рис. 9). Участки побега, которыми растение крепится к субстрату, тесно покрыты сидячими двурядными мелкими листьями. В основании таких листьев образуются корешки, уходящие в почву, а иногда — воздушные корни. У побегов при соцветиях (обычно это свободно свисающие участки стебля) развиваются спирально расположенные, жесткие, эллиптические листья с хорошо выраженным черешком и нередко капельным острием на конце пластинки. На нижней поверхности листа — экстрафлоральные нектарники и корковые наросты, выделяющие смолистые вещества. В черешках, средних жилках листьев и коре молодых стеблей характерно присутствие межклеточных секреторных каналов. Почти во всех тканях встречается исключительное разнообразие склереид.

Замечательной особенностью маркгравиевых являются оригинальные нектарники. Морфологически нектарники — прицветники, разросшиеся в виде кувшинчика, мешочка или шпорца. Нектарник укреплен на цветоножке либо в непосредственной близости от цветка, либо на некотором расстоянии.

Многоцветковые верхоцветные соцветия свисают в виде гибких кистей или зонтиков, реже торчат вверх. Обычно в соцветии от 7 до 30 некрупных, но ярко окрашенных пахучих цветков. Цветки актиноморфные, обоеполые, с двумя прицветничками, подобными чашелистикам. Чашелистиков 4—5, неодинаковых, свободных, крепких и кожистых. Лепестков обычно 5 (редко 3), от свободных или соединенных у основа-

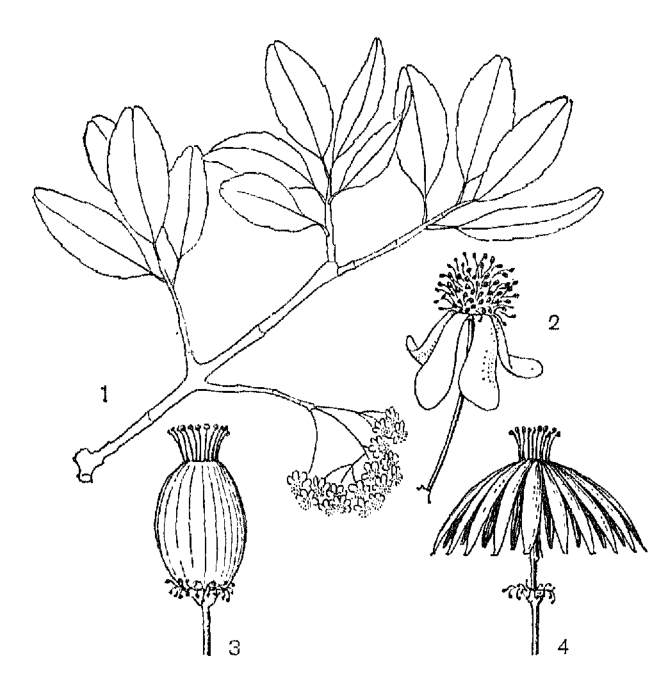



Рис. 10. Медузагина супротивнолистная (Medusagyne oppositifolia):

*1* — ветвь с соцветием; *2* — цветок; *3* — плод; *4* — зрелый плод в раскрытом виде.

ния до сросшихся более чем наполовину или почти по всей длине. В семействе проявляется тенденция к сростнолепестности. Андроцей из 40 — 3 тычинок. Тычиночные нити свободные или соединенные у основания, часто приросшие к основанию лепестков. Гинецей из 2—6 плодолистиков. Завязь вначале одногнездная, позже благодаря врастанию постенных плацент внутрь двух- — многогнездная. Рыльце сидячее, крупное, радиальное. Семязачатки многочисленные. Плоды с деревянистым или кожистым экзокарпием, ярко окрашенные, огненно-красные, вишнево-розовые, нераскрывающиеся или неправильно разрывающиеся у основания. Семена мелкие, блестящие, иногда с сетчатым рисунком. Эндосперм скудный. Зародыш прямой, относительно крупный.

Отдельные роды отличаются между собой преимущественно строением цветка и нектарников и расположением их относительно друг друга. У наиболее крупного рода маркгравия (около 55 видов) нектарники развиваются только в центре соцветия у стерильных, недоразвитых цветков, а краевые, фертильные цветки соцветия без нектарников. В них от 7 до 40 тычинок, прикрытых колпачком сросшихся кожистых лепестков, опадающих к моменту созревания пыльников. У рода *норантея* (Norantea, 35 видов) все цветки фертильны и каждый снабжен нектарником в виде мешочка, помещенного на цветоножке на довольно большом расстоянии от цветка, почти в основании оси соцветия (рис. 9, *1*). Андроцей из множества тычинок, тычиночные нити срастаются с лепестками. Последняя особенность характерна и для родов *сурубея* (Souroubea) и *руишия* (Ruyschia), у которых всего 5 тычинок. У рода *каракасия* (Caracasia), два вида которого встречаются в Венесуэле, только 3 тычинки и они совершенно свободные. У сурубеи (25 видов) венчик сростнолепестный, нектарники шпорцевые, с сильно развитыми ушками, охватывающие цветоножку под самым цветком. Обильный нектар привлекает множество насекомых, которые, в свою очередь, привлекают насекомоядных птиц. У видов сурубеи нектарники по форме часто соответствуют клюву колибри. У десяти видов рода руишия нектарники листовидные, полушаровидные и выделения нектара в них нет.

Долгое время маркгравиевые считались классическим образцом птицеопыляемого семейства. Теперь, однако, установлено, что немалая роль в опылении этих видов принадлежит летучим мышам — постоянным посетителям нектарников в период цветения. У некоторых видов маркгравии обнаружено самоопыление.

Виды маркгравии находят применение как лекарственные растения.

## СЕМЕЙСТВО МЕДУЗАГИНОВЫЕ (MEDUSAGYNACEAE)

Одним из чудес экваториального пояса Индийского океана называют гранитные Сейшельские острова. По своей геологической структуре они необычны и представляют собой крошечный континент. Предполагают, что эти острова являются обломком древнего континента Гондвана. Они прошли длительный путь развития в изоляции от других территорий, и об этом свидетельствует высокий эндемизм их фауны и флоры.

В сравнительно небогатой флоре Сейшельских островов насчитывается свыше 70 эндемичных видов и родов растений. К числу особенно редких эндемиков относится *медузагина супротивнолистная* (Medusagyne oppositifolia, рис. 10), составляющая монотипные род и семейство медузагиновых.

Медузагина растет в недоступных глубоких ущельях среди гранитных скал гористого, поднимающегося в своей высшей точке на 905 м над уровнем океана острова Маэ — самого крупного из Сейшельских островов. Она представляет собой дерево высотой около 9 м, со стволом около 20 см в диаметре, с густой зонтиковидной кроной. Листья ее простые, без прилистников, в молодом состоянии бледно-зеленые, с возрастом краснеют, делая растение хорошо заметным среди окружающей природы.

Белые с розоватым оттенком цветки, обладающие неприятным запахом, собраны в конечные метельчатые соцветия. Цветки медузагины имеют по 5 чашелистиков и лепестков и большое количество спирально расположенных свободных тычинок с желтыми, продольно вскрывающимися пыльниками. Ценокарпный гинецей на верхушке несет многочисленные (17—25) столбики с головчатыми рыльцами. Плод — многогнездная септицидная коробочка, с сохраняющимися тычинками у основания и столбиками на верхушке, сначала зеленый, по мере созревания становится ярким коричневато-красным. Коробочка растрескивается от основания по перегородкам, рассеивая крылатые семена, причем плодолистики расходятся от центра, оставаясь соединенными наверху, и плод напоминает маленький зонтик или медузу.

Медузагина, несомненно, реликтовое растение, родственные связи которого недостаточно ясны для ботаников. По данным Дж. Проктера, на 1974 г. было известно всего 6 экземпляров этого замечательного растения. Хотя эти экземпляры обильно цветут и плодоносят, из семян они почти не возобновляются. Только специальные меры охраны могут спасти это вымирающее растение от окончательного исчезновения.

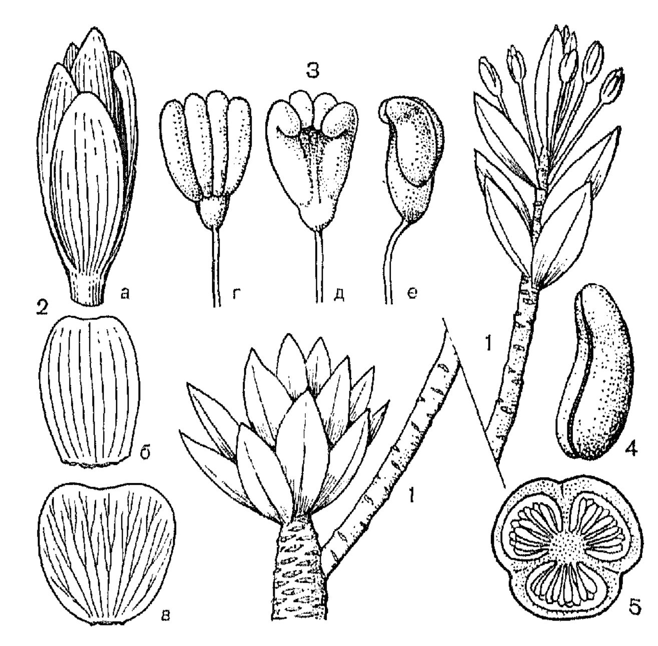



Рис. 11. Неоглисония Вурдака (Neogleasonia wurdackii):
1 — ветвь с листьями и цветками; 2 — околоцветник (а — общий вид, б — наружный листочек, в — внутренний листочек); 3 — пыльник (г — со спинки, д — с брюшной стороны, е — с боку); 4 — семя; 5 — завязь (в поперечном разрезе) с многочисленными осевыми семязачатками.

## СЕМЕЙСТВО БОННЕТОВЫЕ (BONNETIACEAE)

В тропической Америке, а также в Юго-Восточной Азии, в Малезии и в Новой Гвинее встречается весьма своеобразное семейство боннетовых. Если представители близкого семейства чайных являются деревьями и кустарниками обычного всем привычного облика, то многие боннетовые обладают канделябровидным ростом и имеют оголенные от листьев ветви, покрытые листовыми следами (рис. 11). Листья либо очередные, либо собраны на верхушках ветвей в розетки, цельнокрайные и обычно без прилистников. Цветки боннетовых зачастую одиночные или собраны в короткие то щитковидные, то кистеобразные (рацемозные) пазушные или верхушечные соцветия. Прицветники обычно похожи на листья, но значительно мельче их. Чашелистиков 5, остающихся или опадающих. Лепестков 5, свободных, иногда скрученных продольно. Тычинки многочисленные, со свободными нитями, иногда в пучках. Связник на верхушке иногда разросшийся и превращенный в бокаловидную железку (может быть, нектарник). Завязь 3—5-гнездная. Столбик с трехраздельным рыльцем, иногда разделен почти до основания. Семязачатки многочисленные. Плод — коробочка. Семена линейные или серповидные до почковидных, без эндосперма. Механизм опыления и агенты-опылители неизвестны.

В настоящее время известно 13 родов и свыше 100 видов боннетовых. Лишь один род *плойариум* (Ploiarium) свойствен тропической Азии и Новой Гвинее; остальные представители семейства сосредоточены в тропической Южной Америке (Гайана, Венесуэла). Часть видов была известна ранее также из Вест-Индии и Бразилии. Местообитания боннетовых — тропические саванны на высотах около 1500—1800 м и выше над уровнем моря, берега каскадов и порогов рек, изредка невысокие тропические леса, переходящие в саванну.

## СЕМЕЙСТВО КЛУЗИЕВЫЕ (CLUSIACEAE, ИЛИ GUTTIFERAE)

Клузиевые — большое и широко распространенное, главным образом тропическое, семейство, в состав которого входит около 40 родов и свыше 1000 видов. Большинство клузиевых — деревья и кустарники и лишь относительно немногие из них травы (бо́льшая часть видов рода зверобой — Hypericum — и виды небольшого азиатско-американского рода триаденум — Triadenum).

Характерной чертой деревьев и кустарников этого семейства является наличие в их вегетативных органах схизогенных вместилищ в виде каналов, реже полостей, содержащих белый, желтый или зеленоватый смолистый сок. Вместилища имеются и у травянистых представите-

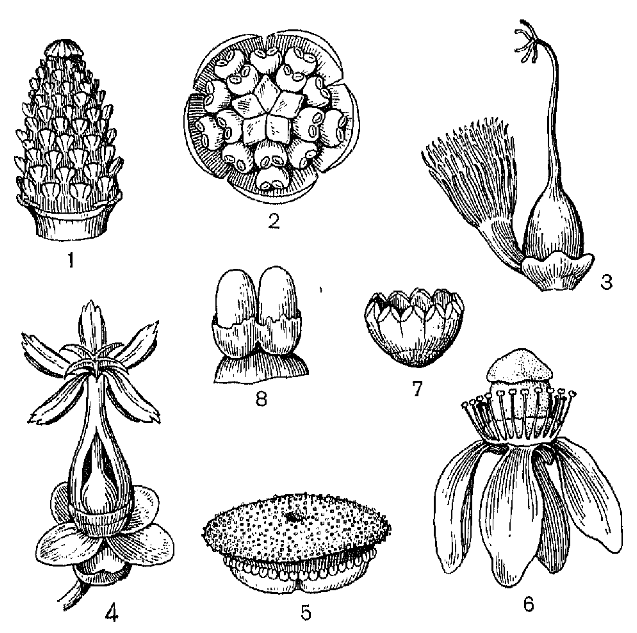



Рис. 12. Разнообразие андроцеев, гинецеев и семена представителей клузиевых:

*1* — гарциния малаккская (Garcinia malaccensis); *2* — клузия музыкальная (Clusia organensis); *3* — платония замечательная (Platonia insignis); *4* — симфония шариконосная (Symphonia globulifera); *5* — гарциния дриобалановая (G. dryobalanites); *6* — ридия крупнолистная (Rheedia macrophylla); *7—8* — ренгерия кудрявая (Renggeria comans).

лей семейства, но здесь часто, как, например, у видов зверобоя, их содержимое окрашено темным или красным пигментом.

Большинство клузиевых имеют простые, супротивные (реже мутовчатые и очередные) листья без прилистников. Цветки их актиноморфные, обоеполые или однополые и двудомные (мужские и женские часто различаются только степенью развития андроцея и гинецея), нередка и полигамная двудомность: обоеполые цветки на одних особях, однополые (обычно мужские) — на других. Цветки одиночные или чаще собраны в простые или сложные верхоцветные соцветия, зонтиковидные или в виде пучков, расположенные в пазухах листьев или на утолщениях безлистной части веток и стволов. Цветки циклические или спироциклические, часто с приближенными к чашечке опадающими прицветниками, со свободными чашелистиками и лепестками, число которых колеблется от наиболее часто встречающегося 4—5 до 9—10(14). Андроцей отличается необычным разнообразием. Тычинки, варьирующие в числе от немногих до очень многочисленных, могут быть все свободны или соединены у основания, или по всей длине (иногда срастание охватывает и пыльники), образуя пучки или разного рода синандрии в виде трубок, бокалов, лопастей или плотных массивных тел, на всей поверхности которых или на верхушке видны пыльники (последние иногда бывают погруженными в ткань синандрия). Некоторое представление о разнообразии строения андроцея клузиевых дает рисунок 12. Для цветков клузиевых характерно наличие стаминодиев, которые также образуют причудливой формы срастания и иногда функционируют как секреторные органы.

Гинецей более однороден и состоит из 2—9 (редко меньшего или большего числа) сросшихся плодолистиков. Столбики длинные или короткие, иногда почти отсутствуют и рыльце кажется сидячим — у видов *клузии* (Clusia), *гарцинии* (Garcinia). Они более или менее сросшиеся или реже свободные, с головчатыми, щитковидными или плоскими лопастными или лучевидными рыльцами. Завязь полностью или частично разделена на 3—5 гнезд или одногнездная, содержит от 1 до множества семязачатков в каждом гнезде. У рода *лоростемон* (Lorostemon) завязь на длинной ножке.

Плод — коробочка, растрескивающаяся или разламывающаяся по перегородкам, или плоды нерастрескивающиеся, сочные, ягоды или костянки, которые могут быть очень крупными. Семена без эндосперма, особенностью некоторых из них является наличие крыла или киля, а также мясистого или волокнистого ариллуса (последний может возникать не только из фуникулуса, но и из микропиле). Оболочка семени у некоторых видов (клузия — Clusia, *висмия* — Vismia, *псороспермум* — Psorospermum) бывает мясистой.

Клузиевые разделяются на 6 подсемейств: килмейеровые (Kielmeyeroideae) с главными родами *килмейера* (Kielmeyera) и *караипа* (Caraipa); калофилловые (Calophylloideae) с родами *калофиллум* (Calophyllum), *мезуя* (Mesua), *маммея* (Mammea), *эндодесмия* (Endodesmia) и др.; клузиевые (Clusioideae) с родами *клузия* (Clusia), *алланблакия* (Allanblackia), *ридия* (Rheedia), *гарциния* (Garcinia) и др.; моронобеевые (Moronobeoideae) с родами *пентадесма* (Pentadesma), *платония* (Platonia), *моронобея* (Moronobea), *симфония* (Symphonia), *монтроузьера* (Montrouziera) и др.; лоростемоновые (Lorostemonoideae) с одним родом *лоростемон* (Lorostemon); зверобойные (Hypericoideae) с родами *зверобой* (Hypericum), *кратоксилум* (Cratoxylum), *висмия* (Vismia), *псороспермум* (Psorospermum) и др. Роды последнего подсемейства отличаются наличием у них темных желёзок, содержащих гиперицин, травянистым обликом некоторых своих представителей, свободными столбиками; они часто рассматривались как самостоятельное семейство, но изучение анатомии цветка подсемейства зверобойных и данные сравнительной анатомии семейства в целом показали тесную взаимосвязь этого подсемейства

с остальными подсемействами. Наиболее древнее подсемейство килмейеровых иногда относят к семейству чайных (Theaceae) (Р. Торн, 1976).

Клузиевые широко представлены в Азии и Америке, в меньшей степени — на Африканском континенте. Некоторые роды, как караипа (20 видов), моронобея (7 видов), лоростемон (4 вида), *товомита* (Tovomita, 60 видов), и все древнее подсемейство килмейеровых распространены исключительно в Неотропическом царстве и особенно характерны для теплых и влажных районов Амазонки. Преимущественно неотропическим является также большой и полиморфный род клузия, содержащий около 200 видов, населяющих тропические, реже субтропические районы Америки, а также Мадагаскар и Новую Каледонию.

Другие роды более характерны для тропиков Старого Света и Австралии. Виды рода гарциния (350—400 видов), калофиллума (120—130 видов) широко распространены в Азии, на островах Тихого океана, в Австралии, реже в Африке и на Мадагаскаре, а виды калофиллума также на острове Маврикий, Маскаренских островах; в тропиках Нового Света эти роды представлены единичными видами. К муссонным лесам Индийской, Индокитайской и Малезийской флористических областей приурочены виды родов кратоксилум и мезуя. Род псороспермум представлен 40—45 видами в тропической Африке и на Мадагаскаре. Интересным распространением характеризуется род симфония, представленный 18 эндемичными видами на Мадагаскаре, 2 видами в Южной Америке (Колумбия) и одним видом *симфония шариконосная* (Symphonia globulifera), широко распространенным в дождевых лесах Западной Африки и тропической Америки. Наиболее широким, почти космополитным распространением характеризуется род зверобой, около 400 видов которого растут не только в субтропических областях и горных районах тропиков, но и в умеренном поясе Земли; наибольшее разнообразие его видов наблюдается в Средиземноморье и в Западной Азии.

Большинство клузиевых обитают во влажнотропических горных и равнинных лесах, являясь там высокими деревьями с кронами в верхнем ярусе леса (виды калофиллума, алланблакии, эндодесмии) или теневыносливыми деревьями средних ярусов (виды гарцинии, маммеи, мезуи). Нередки среди них кустарники и лазящие кустарники, высоко забирающиеся на деревья и образующие плети (*клузиелла* — Clusiella, виды клузии, *ренгифы* — Rengifa и др.). Интересной жизненной формой клузиевых тропического леса являются эпифитные деревья-удушители, особенно характерные для рода клузия. По описанию немецкого ботаника А. Шимпера (1898), семя *клузии розовой* (Clusia rosea, табл. 4), занесенное в крону дерева птицами или другими животными, прорастает в богатых гумусом щелях коры, в неопадающих основаниях листьев пальм или в сплетении корней других эпифитов (часто бромелиевых). Главный корень ветвится, глубоко проникает в субстрат и обеспечивает питание молодого растения. Вскоре после прорастания у основания стебля появляются многочисленные адвентивные корни, ползущие, плотно прижимаясь к стволу, во всех направлениях и прочно прикрепляющие клузию к коре дерева-хозяина. Затем один или несколько из этих корней обнаруживают положительный геотропизм, сильно растут в длину и достигают в конце концов почвы. Ствол хозяина постепенно отмирает внутри плотного сплетения корней эпифита, оставляя трубчатую полость, и клузия продолжает существовать уже как самостоятельное дерево. Подобным же образом ведет себя в бразильских лесах *ренггерия кудрявая* (Renggeria comans). Но нередко семена этих растений прорастают и в почве.

Среди клузиевых имеются виды, почти полностью приуроченные к морским побережьям. Это, например, *маммея душистая* (Mammea odorata), произрастающая в прибрежных зарослях или по внутреннему краю мангровых болот в Малезии, Западной Полинезии, Микронезии, *александрийский лавр* (Calophyllum inophyllum) — характерное дерево песчаных и скалистых побережий Тихого и Индийского океанов, являющееся часто пионером в заселении коралловых островов. Встречаются клузиевые в кустарниковом поясе высоких гор (виды клузии, зверобоя), на открытой холмистой местности, в сухих разреженных лесах, в формациях склерофильных кустарников, в степях, и многие виды существуют в климате с длительным сухим сезоном. Для африканской саванны характерны многие роды подсемейства зверобойные.

Большой диапазон местообитаний свойствен роду зверобой. Его виды растут как на влажных местах по лугам, болотам, маршам и даже просто в мелкой воде у края озер и рек (*зверобой элодес* — Hypericum elodes), так и на очень сухих — в трещинах скал, на каменистых россыпях, песках, в невысоких сосновых лесах, в зарослях кустарников, в саванне, обычны на пастбищах, залежах, у дорог. Виды зверобоя встречаются в предгорьях и высоко в горах, заходя в пояс туманов и альпийский пояс. До 4300 м поднимается в горы *зверобой кенийский* (H. keniense). При этом зверобой отличается большой пластичностью внешнего облика, варьирующего от трав до невысоких деревьев.

Клузиевые часто имеют красивые и яркие, иногда очень крупные цветки. До 7—8 см в диаметре бывают цветки у зверобоя, монтроузьеры. Цветки рода моронобея иногда сравнивают с цветками магнолий. Они привлекают насекомых-опылителей не только яркой окраской, но и сильным ароматом. Цветение деревьев обычно продолжительное, часто они цветут дважды в год, а иногда встречаются в цветках и плодах практически целый год. После сухой погоды зацветает обычно александрийский лавр и другие виды калофиллума. Цветки их раскрываются на рассвете, к концу дня они уже закрываются и на следующий день увядают. У *мезуи железной* (Mesua ferrea) цветение происходит обычно в сухую погоду (январь — февраль, июль — август), а во влажный период (март и сентябрь — октябрь) интенсивно развиваются листья. К середине дня открываются и снова закрываются к ночи цветки маммеи душистой. У видов гарцинии цветение, напротив, ночное, ее цветки открываются на закате и ночью распространяют неприятный резкий запах, привлекающий ночных опылителей.

Хотя клузиевые — насекомоопыляемые растения, специальных органов, выделяющих нектар, они, как правило, не имеют — нектароносные образования у лепестков отмечены только у видов подсемейства зверобойные. Наблюдающиеся в этом же подсемействе желёзковидные, стаминоидальные по происхождению, тельца у основания завязи также не выделяют нектара. Только у некоторых видов играют роль в привлечении опылителей стаминоидальные образования. В женских цветках клузии розовой образованное слившимися стаминодиями кольцо вокруг завязи начинает во время цветения сверху вниз превращаться в клейкую массу, привлекающую насекомых. Сходный процесс наблюдается у американской *клузиеллы изящной* (Clusiella elegans). Большинство же зверобойных предлагает насекомым в изобилии производимую пыльцу.

Яркие, желтые, раскрывающиеся в разгар лета, лишенные нектара цветки видов зверобоя посещаются пчелами, шмелями, жуками, бабочками, мухами. Многочисленные тычинки расположены группами, между которыми и на одном уровне с ними находятся столбики с папиллами на рыльцах, окрашенными красным антоцианом. Благодаря такому расположению тычинок пробирающееся к пыльце насекомое имеет одновременно и свободный доступ к рыльцам, на которых оно оставляет пыльцу других или этих же растений. Если перекрестное опыление не произошло, позднее может происходить самоопыление, так как по отцветании лепестки и тычинки стягиваются к центру цветка, и тычинки приходят в соприкосновение с рыльцами. Иногда у зверобоя наблюдаются и клейстогамные цветки.

У *зверобоя продырявленного* (Hypericum perforatum) установлено преимущественно апомиктическое развитие семян: 97% его зародышевых мешков являются нередуцированными. Для некоторых родов (гарциния, клузия) отмечена полиэмбриония и образование адвентивных зародышей, например у *мангустана* (Garcinia mangostana).

Семена клузиевых чаще всего разносятся птицами или распространяются ветром. Сухие коробочки клузий, видов зверобоя, кратоксилума, килмейеры, растрескиваясь, освобождают семена, которые у большинства видов снабжены крылом или килем. У кратоксилума крылатые семена освобождаются обычно к моменту, когда дерево теряет листву, и беспрепятственно слетают с него. Многочисленные мелкие и легкие семена видов зверобоя приспособлены к распространению на большие расстояния ветром. Но они также могут прилипать к ножкам птиц. В частности, установлено, что водоплавающие и болотные птицы разносят семена обитателя влажных мест зверобоя элодес. У некоторых кустарниковых видов зверобоя, как, например, *зверобоя красильного* (H. androsaemum), коробочка на первых стадиях развития мясистая и окрашенная, явно предназначенная для поедания птицами. Но если плод не съедается птицами, то он высыхает, разламывается и освобождает семена, которые тогда распространяются ветром и дождем. У видов клузии, колумбийского рода *пилоспермы* (Pilosperma), алланблакии семена снабжены мясистым, обычно ярким ариллусом, привлекающим птиц. У клузии розовой ариллус ярко-оранжевый, как и внешний мясистый покров семян, несомненно склевываемых птицами.

Сочные плоды (костянки и ягоды) многих клузиевых также привлекают внимание животных. Плоды видов калофиллума поедаются и разносятся птицами. Зеленые или желтые, величиной со сливу костянки александрийского лавра с твердой мякотью входят в состав обычной пищи летучих лисиц, которые, преодолевая большие расстояния между островами, способствуют широкому расселению этого литорального растения. Плодами его, кроме того, лакомятся обезьяны, которые, сорвав их, уносят подальше от своих соплеменников, чтобы съесть, тем самым также способствуя расселению калофиллума. В голодные годы эти плоды пожирают и другие млекопитающие (белки, крысы). Плоды этого замечательного растения обладают способностью к плавучести. Благодаря очень толстому губчатому наружному покрову семени, уменьшающему удельный вес и водопроницаемость плода, они могут долго

и без вреда плавать в морской воде и распространяться морскими течениями; приречные виды калофиллума, роняющие плоды в воду, распространяются речными потоками.

Распространяются морем плоды островных и литоральных видов рода маммея, имеющие пробковеющий эпикарпий. Плоды индокитайского вида *кайеи столбчатой* (Kayea stylosa) заключены в разрастающиеся и пробковеющие чашелистики, что также является приспособлением к распространению их водой лесных рек, возле которых она растет.

Для человека клузиевые имеют большое значение прежде всего как плодовые растения. Едят и высоко ценят в тропиках плоды *маммеи американской* (Mammea americana), или «американского абрикоса». Употребляют в пищу в сыром виде или в компотах, сиропах плоды видов ридии (Rheedia), *платонии замечательной* (Platonia insignis), гарцинии и многих других. Плоды мангустана (рис. 13) считают одними из лучших тропических фруктов. Величиной с крупный мандарин, они содержат 5—7 семян, окруженных снежно-белой тающей во рту пульпой с ароматом земляники и яблок. Ради съедобных плодов мангустаны выращивают во многих тропических странах, но так как они очень требовательны к условиям произрастания, то культура их успешно удается главным образом в пределах их предполагаемой родины (полуостров Малакка) и близлежащих стран.

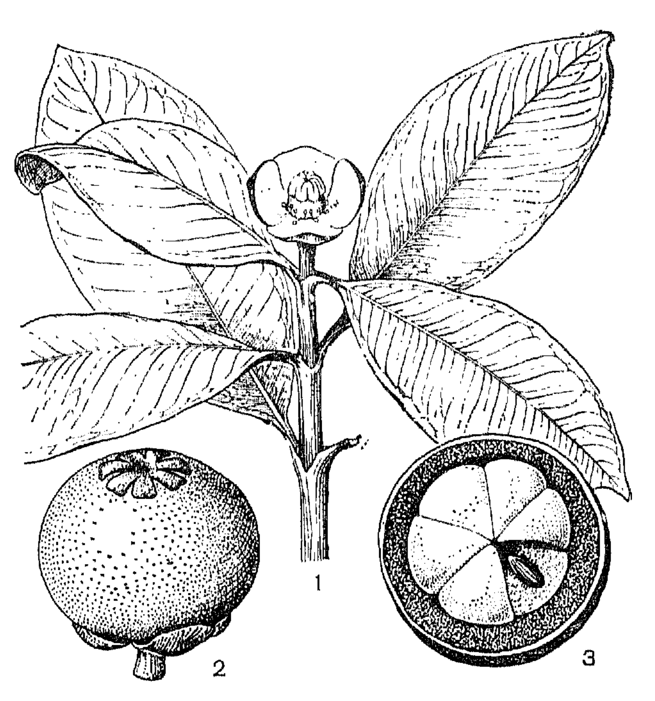



Рис. 13. Мангустан (Garcinia mangostana):
1 — ветвь с женским цветком; 2 — плод; 3 — плод в разрезе (видны семена, окруженные пульпой).

Хозяйственное значение клузиевых не исчерпывается съедобностью их плодов. Большую ценность имеют их смолы и камеди, используемые как клейкие вещества, идущие на деготь и вар, применяемые в кораблестроении, при изготовлении всевозможных инструментов, а также в медицине на пластыри и мази (прежде их широко использовали и как ранозаживляющие, от кожных болезней и пр.). Под названием такамахак или бальзам Марии известна желто-зеленая смола из коры александрийского лавра, и как бурбонский такамахак смола *калофиллума такамахака* (Calophyllum takamahaka). Смолу экономического значения дает *симфония шариконосная* (Symphonia globulifera). Источником коммерческого гуммигута (смеси смолы и камеди), используемого для производства акварельных красок и лаков и применяемого в медицине как сильно действующее слабительное, является индокитайская *гарциния Ханбери* (Garcinia hanburyi) и в меньшей степени другие виды гарциний. Гуммигут получают путем спиральных надрезов на коре дерева, у основания надрезов прикрепляют бамбуковые сосуды, в которые стекает сок. Ему дают затвердеть и после подсушивания вынимают из сосудов цилиндрические палочки желто-оранжевого гуммигута диаметром 2—5 см.

Ценные свойства гуммигута, легко образующего водную эмульсию, были известны уже старым мастерам восточной живописи. Этой желтой краской буддийские монахи с давних времен окрашивают свои одежды, а в Таиланде ее использовали как желтые чернила для написания текстов на черной бумаге.

У местного населения тропических стран смолы клузиевых также очень популярны и широко используются для конопачения лодок, при изготовлении ножей и стрел, праздничных танцевальных масок, медленно горящих факелов и пр.

Семена многих клузиевых являются источником жиров. Африканское *сальное дерево* (Pentadesma butyracea) дает жир, используемый как пищевой, для освещения, в производстве маргарина, мыла и свечей. Получают жиры из семян африканской *алланблакии Штульмана* (Allanblackia stuhlmannii), видов калофиллума, мезуи и др. Из семян *гарцинии индийской* (Garcinia indica) и *гарцинии морелла* (G. morella) добывают известный в Индии пищевой, технический и медицинский жир «kokam-butter».

Очень популярны виды клузиевых у населения тропиков как лекарственные растения. В Индии медицинское использование многих

из них восходит к очень древним временам, и туземные названия видов не только в Индии, но и во всей тропической Азии часто происходят от санскритских названий. Некоторые виды, как александрийский лавр, гарциния морелла, используются в народной медицине столь широко, что они могут быть названы «средством от всех болезней».

Разнообразие применения растений этого семейства в тропических странах не поддается описанию. Население Африки употребляет для жевания ароматные, вяжущие и острые на вкус семена *гарцинии кола* (Garcinia kola) взамен настоящих орехов кола. Кору и сок плодов гарциний применяют в крашении тканей. Сушеную кору гарцинии индийской добавляют в пищевой соус «кэрри», плоды *гарцинии камбоджийской* (G. cambogia), богатые кислотами, используют при консервировании рыбы. Листья *симфонии крупнолистной* (Symphonia macrophylla) на Мадагаскаре служат кормом шелковичному червю. Душистые цветки маммеи американской используют в Вест-Индии в производстве ликеров, тычинки из ароматных цветков железного дерева кладут в саше, в подушки и в постели. Кору *килмейеры кожистой* (Kielmeyera coriacea) во время второй мировой войны использовали в Бразилии как заменитель пробки для производства изоляционных материалов и линолеума.

Представляет ценность древесина многих видов: железного дерева, калофиллумов, гарциний, караипы, маммеи, платонии,— находящая локальное применение как строевая, поделочная, идущая на шпалы, столбы, корабельные мачты, сельскохозяйственный инвентарь и пр.

Многие клузиевые с древних времен выращивают как декоративные, затеняющие и придорожные растения, наиболее часто виды маммеи, калофиллума, клузии, гарцинии. Одним из обычнейших уличных деревьев в Азии является железное дерево с розово окрашенными молодыми листьями и прекрасными крупными белыми пахучими цветками. В Индии это любимое дерево в храмовых садах, цветки его используют в богослужениях.

В отличие от тропиков в умеренных и субтропических странах немногочисленные клузиевые не имеют большого практического значения. Широко известное у нас травянистое растение суходольных лугов, светлых лесов, опушек и сорных мест зверобой продырявленный применяют в медицине как вяжущее, кровоостанавливающее, противовоспалительное и дезинфицирующее средство и очень популярно в народной медицине, где его считают средством «от 99 болезней». Это столь уважаемое у нас растение безжалостно искореняется с пастбищ Австралии, Новой Зеландии, запада Северной Америки. Интенсивно размножаясь вегетативно и семенами (каждое растение в среднем за сезон образует 23 000 семян!), зверобой продырявленный стал трудно искоренимым сорняком. Содержащийся в нем красный пигмент гиперицин с фотодинамической активностью вызывает у скота, поедающего это растение, повышенную чувствительность белых участков кожи к солнечному свету. У животных появляются раны на теле и голове, разбухают уши; они теряют вес и силу, и животные могут погибнуть. Борьба с засорением пастбищ зверобоем проводится биологическим методом, с помощью нескольких видов жуков.

Кустарниковые виды зверобоя с красивыми желтыми цветками в субтропических и теплых умеренных областях выращивают как декоративные.

## СЕМЕЙСТВО ПОВОЙНИЧКОВЫЕ (ELATINACEAE)

Семейство повойничковых включает два рода — повойничек (Elatine) и бергию (Bergia) и около 40 видов, распространенных от умеренных зон до тропиков. Травы, иногда кустарнички.

Род *повойничек* (Elatine) получил свое название от греческого слова elate — ель, из-за сходства расположения листьев с хвоей ели. Повойнички большей частью мелкие, невзрачные растения, легко ускользающие от глаза ботаника, чем и объясняются скудные сведения об их распространении. Известно 20—25 видов повойничков; большинство из них обитает в умеренной зоне северного полушария, некоторые виды — в тропиках обоих полушарий. Большинство повойничков — земноводные растения, дающие разные экологические формы: наземные и воздушно-водные формы с укороченными ползучими побегами, плотными листьями и розовыми лепестками; плавающие и погруженные — с вытянутыми междоузлиями, прозрачными листьями и редкими цветками с белыми лепестками. Интересно, что эти формы повойничков отличаются между собой сильнее, чем разные их виды, которые определяются в основном только по семенам. Цветки повойничков мелкие, незаметные, часто клейстогамные, особенно у водных форм. Цветут с июня по сентябрь. Плод — коробочка. По данным американских ботаников размеры одного семени *повойничка шестилепестного* (E. hexandra) составляют 0,5 × 18 мм, а масса 0,00003 г. Одно растение имеет в среднем 149 коробочек с 36—40 семенами в каждой. Коробочки водных форм содержат заметно меньше семян (до 16 в каждой). Средняя семенная продуктивность одной особи — 6700 семян, максимум — 27 000. Распространение семян происходит пассивно,

с помощью текучих вод или птиц, разносящих семена на лапках и перьях. Семена повойничков долго сохраняют плавучесть и лишь в стоячей воде опускаются на дно, где лежат до следующего года. Прорастают они летом при падении уровня и обнажении дна, так как требуют для прорастания довольно много света. Таким образом, водные формы повойничков двулетние, тогда как наземные однолетние.

Повойнички — растения озер и медленно текущих вод, где растут на глубине 30—40 см; отдельные экземпляры находили на глубине 220 см. Одни виды, например *повойничек согнутосемянный* (E. hydropiper), селятся на песке и тонком иле; другие, как *повойничек прямосемянный* (E. spathulata), растут только на илистом грунте. Разные виды повойничков требуют довольно сходных условий и поэтому часто дают смешанные заросли, но избегают конкуренции с другими видами.

Повойнички, по-видимому, произошли от наземных предков, в разной степени уйдя по пути специализации к водной среде. Так, наличие нектара у повойничков согнутосемянного и шестилепестного говорит нам о том, что наземная форма для них более типична. В то же время у *повойничка трехтычинкового* (E. triandra) имеются только клейстогамные цветки, что указывает на преобладание у данного вида водной формы.

В СССР наиболее широко распространены повойничек согнутосемянный и *повойничек мокричный* (E. alsinastrum). Первый представляет собой мелкие растения (0,7—4 см) с супротивными листьями, а второй отличается более крупными размерами (4—10 см, плавающие формы до 30 см) и мутовчатыми листьями (рис. 14).

Род *бергия* (Bergia), названный в честь шведского натуралиста XVIII в. П. Бергиуса, отличается от повойничка в основном пятичленным цветком. Он включает 20 видов субтропических и тропических трав и кустарников. Тропические бергии отличаются разнообразием жизненных форм: кустарнички с одревесневшим основанием (*бергия кустарничковая* — B. suffruticosa), сильно опушенные однолетние травы (*бергия аммaниевая* — B. ammanioides), суккуленты (*бергия капская* — B. capensis) и гидрофильные травы (*бергия водная* — B. aquatica). В СССР встречаются два вида бергии: бергия водная (Кавказ) и бергия аммaниевая (Средняя Азия). Оба вида — сорняки рисовых полей, травянистые однолетники до 10—40 см высотой. Стебель бергии водной прямостоячий, красноватый, а у бергии аммaниевой ветвится от самого основания.

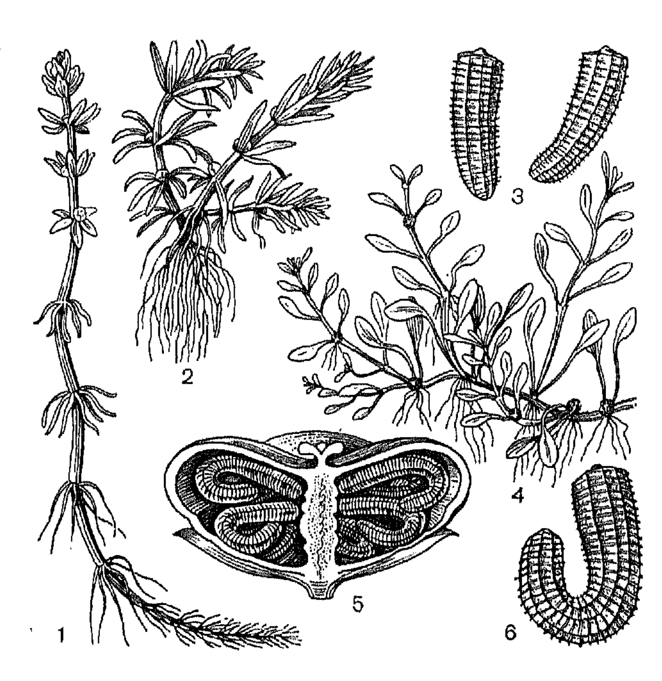



Рис. 14. Повойничковые.

Повойничек мокричный (Elatine alsinastrum): *1* — плавающая форма; *2* — наземная форма; *3* — семена. Повойничек согнутосемянный (E. hydropiper): *4* — прибрежно-водная форма; *5* — плод в продольном разрезе; *6* — семя.

## ПОРЯДОК ФИАЛКОВЫЕ (VIOLALES)

### СЕМЕЙСТВО ФЛАКУРТИЕВЫЕ (FLACOURTIACEAE)

Представители семейства флакуртиевых (около 80 родов и 1200 видов) обитают преимущественно в тропиках, реже в субтропиках обоих полушарий и в тепло-умеренной зоне Восточной Азии. Обычно флакуртиевые — это невысокие, вечнозеленые, реже листопадные деревья и кустарники, иногда вьющиеся. Однако в тропических дождевых лесах Юго-Восточной Азии и Южной Америки деревья *гиднокарпуса аномального* (Hydnocarpus anomala) и *пангиума съедобного* (Pangium edule) достигают в высоту 40—50 м. Многие из них имеют досковидные корни.

Листья очередные, реже супротивные, обычно с рано опадающими небольшими прилистниками, простые, с перистым или пальчатым жилкованием. Цветки обоеполые или однополые (мужские иногда с рудиментами гинецея, а женские — со стаминодиями), большей частью мелкие, собранные в пазушные или верхушечные (очень редко головчатые) соцветия. Однако

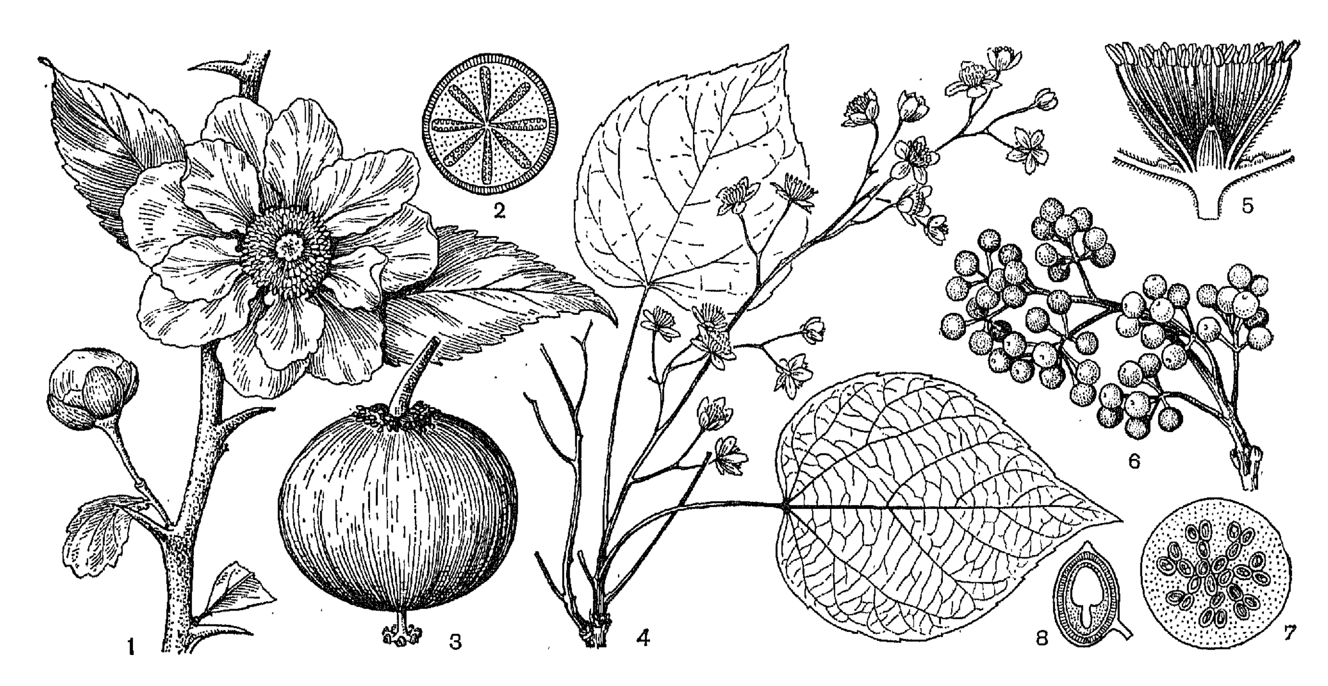



Рис. 15. Флакуртиевые.

Онкоба колючая (Oncoba spinosa): *1* — ветвь с цветком; *2* — завязь в разрезе; *3* — плод. Идезия многоплодная (Idesia polycarpa): *4* — ветвь с цветками; *5* — цветок в разрезе; *6* — ветвь с плодами; *7* — плод в разрезе; *8* — семя в разрезе.

среди примитивных африканских родов *онкоба* (Oncoba, рис. 15) и *колонкоба* (Coloncoba) преобладают крупные цветки, диаметром до 8 см. В основном цветки циклические, но у менее продвинутых в эволюционном отношении родов, таких, как *дазилепис* (Dasylepis), *эритроспермум* (Erythrospermum), околоцветник состоит из довольно большого числа лепестков, расположенных по спирали, а остальные части цветка — по кругам. Чашелистики могут быть сравнительно многочисленные (до 15) или в числе 3—6 (4—5), свободные или сросшиеся внизу в трубку. Лепестки также разнообразны в числе. У более специализированных флакуртиевых они отсутствуют. Андроцей состоит из многочисленных тычинок (иногда в пучках), или их только 3—5. Между андроцеем и гинецеем у многих родов развит нектарный диск. У всех флакуртиевых гинецей паракарпный, образованный из 2—10 плодолистиков со столбиками, свободными или сросшимися. Завязь у большинства флакуртиевых верхняя, нередко полунижняя, но у *бембиции пазушной* (Bembicia axillaris), произрастающей в лесах Мадагаскара, завязь почти нижняя. Цветки обычно приспособлены к опылению насекомыми, они часто душистые, как, например, у *асары мелколистной* (Azara microphylla, **табл.** 5), разводимой в оранжереях, с нектарным диском или с желёзками — нектарниками. На Кубе замечено, что цветки *касеарии шиповатой* (Casearia aculeata) опыляются осами, которые поселяются на этом растении.

Плод — коробочка или ягода, реже орехообразный (встречаются нередко крупные плоды, длиной до 30 см). Семена также могут быть крупные и мелкие, с прямым зародышем и обычно с обильным эндоспермом, нередко с ариллусом или волосками.

Интересны особенности и разнообразие распространения плодов и семян. Рассеиванию зачатков ветром способствуют придатки на плодах, крылья на семенах, остающийся после цветения околоцветник, волосистое опушение семян. Образования в виде крыльев или ребер на плодах наблюдаются у многих родов трибы онкобовые (Oncobeae). У западноафриканского кустарника *поггеи крылатой* (Poggea alata) плод с 4—6 большими кожистыми вертикальными крыльями. Разрастание чашечки и и венчика после цветения характерно для большинства видов *гомалиума* (Homalium). При падении плода они раздвигаются и действуют по принципу парашюта. Семена флакуртиевых нередко имеют ариллус или ариллусовидные придатки, обычно ярко окрашенные, как у *касеарии белочешуйчатой* (C. leucolepis), и могут разноситься птицами или растаскиваться муравьями. Особенно привлекают птиц плоды с мясистым перикарпием, как у *флакуртии* (Flacourtia), *дориалиса* (Doryalis), *асары* (Azara). Крючковидные или длинпощетинистые волоски

на зачатках, такие, как, например, на плодах *линдакерии* (Lindackeria), могут служить для рассеивания животными. Семена пангиума, богатые маслом и обладающие благодаря этому исключительной плавучестью, разносятся водой. Их часто находят на взморье и на пляжах вдали от места произрастания.

Большинство флакуртиевых произрастают в тропических лесах, входя в состав подлеска или нижнего древесного яруса. Но некоторые высокие деревья принадлежат к первому ярусу. Различные виды рода флакуртия и *сколопия крупнолистная* (Scolopia macrophylla) обитают в Малезийской флористической области в прибрежных заболоченных лесах, а *гиднокарпус падуболистный* (H. ilicifolia) и несколько других видов входят в состав формации баррингтоний.

Некоторые деревья и кустарники, например виды вест-индского рода суелании (Zuelania), произрастающие на Кубе, некоторые африканские виды рода *ксилотеки* (Xylotheca), в засушливый или прохладный период года сбрасывают листья, однако настоящих ксерофитов, характерных для саванн, в семействе нет. Есть среди флакуртиевых и листопадные деревья. Это восточноазиатские роды *идезия* (Idesia, 1 вид), *полиотирсис* (Poliothyrsis, 1 вид) и *карьера* (Carriera, 3 вида). У *идезии многоплодной* (I. polycarpa, см. рис. 15, табл. 5), произрастающей в Южной Японии и Китае, мясистые, многосемянные, ягодообразные плоды, созревающие в августе — ноябре, по внешнему виду напоминают плоды рябины. По всей Японии и изредка в Западной Европе и других странах это растение успешно культивируется. В нашей стране ее можно встретить в ботанических садах на Черноморском побережье Кавказа.

В семействе наибольшим количеством видов обладают пантропические роды *гомалиум* (Homalium, 200 видов), *касеария* (160 видов) и *ксилосма* (Xylosma, 60 видов). Все роды флакуртиевых объединяются в 9 (или в 12) довольно естественных триб.

Наиболее важное применение среди флакуртиевых имеет лекарственное растение *чальмугра*, или *гиднокарпус Курца* (Hydnocarpus kurzii),— стройное, вечнозеленое, двудомное дерево с большими, ягодообразными, ярко-оранжевыми плодами, произрастающее во влажных тропических лесах Бирмы, Таиланда и Ассама. Из сравнительно крупных семян чальмугры, обладающих маслянистым эндоспермом, добывают чальмугровое масло (масло «короля Рамы»), которое еще в древнейших китайских и индийских сочинениях рекомендовалось для лечения проказы. Согласно восточноиндийской легенде, король Рама из Бенареса заболел проказой и укрылся в джунглях. Там он питался травами и ягодами и вылечился семенами чальмугры. Во многих областях тропиков чальмугровое масло является еще единственным лекарством при этой болезни. Лечебными свойствами при лечении кожных заболеваний обладают семена и других гиднокарпусов.

*Флакуртия* (15 видов) и *дориалис* (30 видов)— плодовые деревья или кустарники, довольно известные в Африке и Южной Азии. *Флакуртия индийская* (F. indica) — небольшое двудомное дерево с прямыми острыми колючками на ветвях, дико произрастающее в муссонных лесах. Ее плоды по форме и вкусу похожи на сливу и известны у местного населения под названием «батако-слива» или «марон». В Южной Индии и на островах Малайского архипелага культивируется *флакуртия рукам* (F. rukam), отличающаяся маленькими сладкими плодами.

Наиболее известны в культуре плоды *дориалиса абиссинского* (D. abissinica), по вкусу напоминающие абрикосы, и плоды *дориалиса кафра* (D. caffra), используемые для приготовления желе, мармелада и фруктового сока.

Пангиум съедобный, произрастающий в Малезийской, Полинезийской и Фиджийской флористических областях, используется по всему ареалу распространения для многих целей: лечебных (все растение), получения масла (семена), строительных материалов и др.

Древесина многих представителей флакуртиевых, особенно *гомалиума вонючего* (H. foetidum) и *касеарии ранней* (C. praecox), имеет значение как строительный и поделочный материал.

## СЕМЕЙСТВО СТРАСТОЦВЕТНЫЕ (PASSIFLORACEAE)

К страстоцветным относится одно из самых оригинальных растений мира — *страстоцвет*, или *пассифлора* (Passiflora), с крупными, бросающимися в глаза цветками необычного строения. Рисунки этого растения впервые были привезены в Европу из Нового Света в 1610 г. Джакомо Боччи.

Действительно, цветок страстоцвета не похож ни на какой другой цветок в мире (рис. 16,*1*, табл. 5). Внутри широко раскрытого ярко окрашенного двойного околоцветника выделяется еще более яркая корона из длинных прямых или изогнутых волнистых нитей. В центре цветка поднятая на гинофоре возвышается завязь с тремя крестообразно расположенными рыльцами. Вокруг нее — пять тычинок с крупными продолговатыми пыльниками. Испанские миссионеры, пришедшие по следам Колумба в Америку, увидели в отдельных частях цветка «орудие страстей господних», отождествив корону околоцветника с терновым венком,

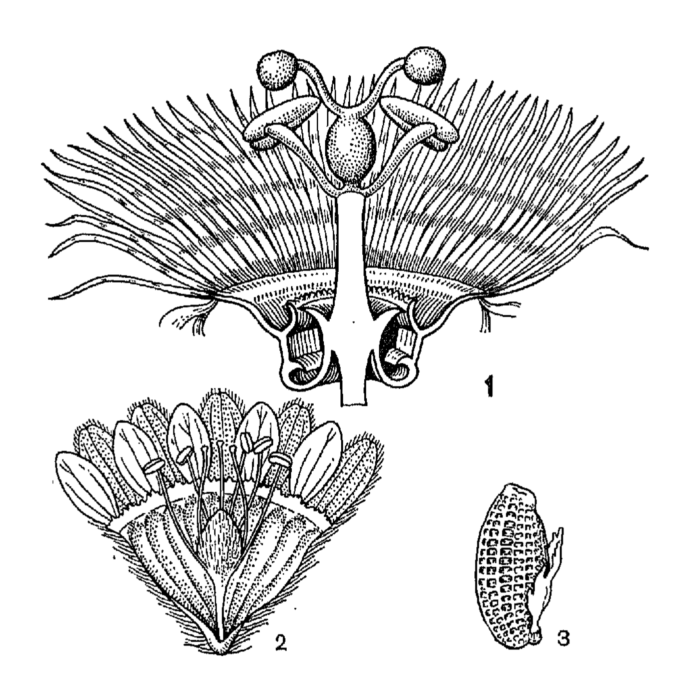



Рис. 16. Страстоцветные, мальзербиевые, тёрнеровые. Страстоцвет изящный (Passiflora elegans): *1* — цветок. Мальзербия низкая (Malesherbia humilis): *2* — цветок. Лоевия танаская (Loewia tanaensis): *3* — семя с ариллусом.

а тычинки и пестик — с орудиями пыток. Отсюда пошло как латинское Passiflora, так и русское «страстоцвет» — название растения. За роскошь наряда называли его также «кавалерской звездой». Необычайный цветок издавна привлекал внимание не только ботаников, но и поэтов и художников. Изображение его мы нередко встречаем на картинах известных мастеров XVII — XIX столетий.

Стилизованные цветы страстоцвета послужили основой для прекрасной чугунной решетки Михайловского замка в Ленинграде.

Все представители семейства страстоцветных, насчитывающего в настоящее время более 20 родов и, вероятно, около 700 видов, относятся к числу тропических и субтропических растений. Наиболее широко они представлены в Америке и Африке, и лишь небольшое число видов встречается на Мадагаскаре, Суматре, Новой Гвинее, в Австралии и Новой Зеландии.

Благодаря красивым цветкам, ароматичным, съедобным плодам, лекарственным корням и листьям страстоцветы широко культивируются как в открытом грунте, так и в оранжереях многих стран мира. В нашей стране около десятка видов их выращивают на Черноморском побережье Кавказа, в Крыму и в Средней Азии.

Большинство относящихся к семейству растений — кустарники и травы, реже встречаются деревья. Среди кустарников много лиан, приспособившихся к лазящему образу жизни при помощи пазушных усиков. Усики представляют собой модифицированную ветку, ось соцветия или цветоножку. Так, например, у представителей двух родов — *холрунгии* (Hollrungia) из Новой Гвинеи и с Соломоновых островов и *анцистротирзуса* (Ancistrothyrsus) из Перу — средний цветок соцветия часто превращается в крючок или закрученный усик, а у видов рода *трифостемма* (Tryphostemma) в усик обычно превращается верхушечный цветок. Сосуды древесины состоят из члеников с простой перфорацией, и только у западноафриканского рода *суайехия* (Soyauxia) перфорация, как правило, лестничная.

Листья у страстоцветных очередные, цельные или лопастные, редко чешуйчатые. Сложные листья встречаются только у мадагаскарского рода *дейдамия* (Deidamia) и западноафриканского рода *эфулензия* (Efulensia). У *карании* (Carania), растущей в тропиках Северо-Восточной Африки, листья длинных побегов модифицированы в острые колючки, сходные с колючками некоторых видов барбариса. Интересным примером гетерофиллии в семействе может служить монотипный род *шлехтерина* (Schlechterina). Его единственный вид *шлехтерина митостеммовидная* (S. mitostemmatoides) из Восточной Африки имеет цельные верхние стеблевые листья, глубокоперистые нижние. На черешках листьев часто находятся круглые чашевидные нектарные железки. У представителей рода *адения* (Adenia) и у страстоцветов железистые пятна обнаружены и на листьях, а у анцистротирзуса железистоподобные щитовидные чешуйки есть не только на листьях, но и на соцветиях.

Довольно сложно устроенные цветки находятся в большинстве случаев в верхоцветных или бокоцветных соцветиях и кажутся одиночными, так как при основании окружены довольно крупными прицветниками. Цветки актиноморфные, пятичленные, редко 4—3-членные, обоеполые или однополые. Последние встречаются у родов адения и керамантус (Keramanthus). Редко чашелистики отсутствуют или рудиментарны. Цветочная ось большинства двуполых цветков расширена и либо блюдцевидной, либо трубковидной формы с нектарниками в основании цветоложа. Околоцветник состоит из 5 больших, яркоокрашенных, черепитчатых лепестков, свободных или частично сросшихся, и такого же числа неопадающих, также свободных или частично сросшихся чашелистиков, часто неотличимых по виду от лепестков. Нет лепестков лишь у немногих представителей семейства страстоцветных, в том числе у некоторых видов адении, страстоцвета и дейдамии. У страстоцветов каждый чашелистик

снабжен небольшим отростком, расположенным снаружи на средней жилке, несколько ниже вершины. Когда цветок еще закрыт, отростки торчат, как зубцы короны. Между околоцветником и андроцеем находится корона, состоящая из одного или нескольких рядов нитей или чешуй или имеющая вид колечка. Иногда она состоит из собранных в пучки волосков, как у видов родов *паропсия* (Paropsia) и *андросифония* (Androsiphonia). Благодаря интенсивной, иногда полосатой окраске корона, несомненно, представляет собой самую яркую и бросающуюся в глаза часть цветка и играет важную роль в привлечении насекомых. Нет короны у представителей рода махадоа и у некоторых адений. Тычинок 5 или более, коротко сросшихся или в пучках, в большинстве случаев отходящих от цветоложа, иногда от гинофора. Пыльники интрорзные, продольно вскрывающиеся. Пыльцевые зерна обычно трехбороздно-поровые. Гинецей состоит из 3, редко 4—5 плодолистиков, срастающихся друг с другом только краями. Завязь верхняя, иногда на гинофоре, с многочисленными анатропными семязачатками. Отдельные или сросшиеся столбики, часто с головчатыми или булавовидными рыльцами, иногда многораздельными, как у представителей рода адения. После оплодотворения из завязи развивается мясистый, иногда довольно крупный плод ягода или коробочка. Семена с большим прямым зародышем и мясистым эндоспермом обрастают мясистым ариллусом, часто имеющим бросающуюся в глаза красную окраску. Последняя, вероятно, служит для привлечения птиц и распространения семян.

Все относящиеся к семейству страстоцветных роды довольно четко делятся на две группы. Бóльшая часть родов (около 12) объединяется в трибу страстоцветных (Passifloreae). Представители этой трибы произрастают как в Старом, так и Новом Свете. Меньшая часть родов объединяется в трибу паропсиевых (Paropsieae), почти полностью ограниченную Африкой. Различаются они главным образом жизненными формами и количеством тычинок. Наиболее примитивные представители трибы паропсиевых — прямые кустарники или деревья, имеющие цветки, с многочисленными тычинками и довольно плохо развитой короной. К трибе страстоцветных относятся в основном лианы, приспособившиеся к лазящему образу жизни при помощи усиков; цветки с заметной яркой короной и обычно только с 5 тычинками. Некоторые ботаники выделяют еще одну трибу — модекковых (Modecceae), подчеркивая таким образом другую ветвь эволюции: возникновение родов с редуцированными цветками (однополыми, с частичной или полной редукцией лепестков). К этой трибе они относят травянистый, лишенный короны, монотипный род махадоа из тропической Африки.

Интересен процесс опыления в семействе страстоцветных. Крупные яркие цветы часто с сильным запахом и с бросающейся в глаза короной из множества разной длины нитей, поднятые на гинофоре завязь и тычинки, спрятанные нектарники,— все это указывает на наличие перекрестного опыления. Опыляются страстоцветные различными насекомыми и колибри. Миниатюрные птички, не садясь на цветок, на лету погружают свои клювы в глубь цветоложа, чтобы достать сладкий нектар и полакомиться мелкими насекомыми, привлеченными туда также нектаром. Ловушкой для насекомых служит, вероятно, внутренняя корона, закрывающая своими шипами выход из основания цветка. Перекрестному опылению способствуют согласованные движения рылец и пыльников. Сразу же после того, как цветок распустится, вертикально расположенные пыльники лопаются продольной щелью на внутренней стороне. Затем они переворачиваются, как на шарнирах, сначала на 90°, приходя в горизонтальное положение, а потом вокруг оси и свешиваются вниз уже открытой стороной наружу. Созревшая пыльца высыпается и попадает на тельце птиц. Только после того, как пыльники освободятся от пыльцы, становятся восприимчивыми рыльца. Торчащие до сих пор прямо вверх, они начинают отгибаться вниз и под конец располагаются в одной плоскости с пыльниками. Таким образом пыльца с тельца птиц попадает на созревшие рыльца.

Подобным же образом производят опыление и насекомые. Мохнатые шмели, заползая внутрь цветка в поисках нектара, бегают по кругу, просовывая свои хоботки сквозь лучи внутренней короны и при этом неизбежно задевают свешивающиеся вниз открытые пыльники, а позднее созревшие рыльца. Обсыпанный шмель летит дальше и переносит пыльцу на рыльца другого цветка. У некоторых страстоцветов прицветники после опыления начинают выделять липкую жидкость и, поднимаясь кверху, закрывают развивающийся плод, защищая его от муравьев и других мелких насекомых. Одним из чудесных приспособлений цветков страстоцветов является их способность к самоопылению в том случае, если почему-либо не произошло перекрестное опыление. Ярким примером такого приспособления могут служить цветки *страстоцвета вонючего* (P. foetida), у которого самоопыление осуществляется благодаря согласованному движению рылец и пыльников, сближающих их, а также наличию сосочковых выростов на рыльцах и особых утолщений пыльцевой экзины.

Среди страстоцветов встречаются и настоящие (типичные) хироптерофиты, чьи цветки приспособились к опылению летучими мышами и распускаются ночью. Как и у большинства страстоцветов, они недолговечны: распускаясь не раньше полуночи, как правило между часом-двумя пополуночи, они увядают уже к 7—10 ч утра. В дождливые и прохладные ночи цветение несколько растягивается и цветки могут быть открыты до часу дня. Распускаются они более менее одновременно и уже через 15 мин от начала все растение покрыто белыми довольно крупными (диаметром до 8 см) цветками со слабым ароматом тыквы или свежих бобов, а по мнению некоторых, даже лимонного кекса. Благодаря длинным цветоножкам цветки оказываются как бы вынесенными за край листвы, сформированной как самой лианой, так и растением, поддерживающим ее, и таким образом хорошо заметны на большом расстоянии. Отдельные цветки раскрываются очень быстро, бутоны как бы взрываются, заставляя раскачиваться цветоножки. Лепестки расправляются прямо на глазах и менее чем через 15 с цветок уже полностью раскрыт. Сразу же, как только раскроется цветок, лопаются пыльники и приходят в движение тычинки и столбики. Сначала переворачиваются на 180° пыльники, оказываясь открытой стороной наружу, затем начинают медленно изгибаться тычиночные нити, образовывая полукруг на внешней стороне цветка. Одновременно с этим начинают двигаться и столбики, изгибаясь вниз и располагая рыльца между пыльниками. Благодаря этому уже через 20—30 мин цветок принимает необычную для страстоцветов зигоморфную форму: тычинки и рыльца оказываются сгруппированными на внешней стороне цветка. Такое расположение очень экономично: когда ночные посетители, как правило это летучие мыши (Phyllostomidae), подлетают к цветку и пытаются дотянуться до нектара, спрятанного во внутренней части цветка, они неизбежно задевают пыльники и пыльца со всех пыльников практически без потерь осыпается на них.

Хотя это семейство довольно четко приурочено к тропической и субтропическим областям, экологические условия произрастания его представителей крайне разнообразны. Страстоцветные встречаются во влажных тропических лесах и на их опушках, в степях, в саваннах и в безводных пустынях. Среди лиан тропических лесов не последнее место занимают представители типового рода — страстоцветы, чьи перепутанные стебли, свешиваясь с деревьев, создают непроходимые джунгли. Механизм их действия крайне прост: подобно обычному садовому гороху страстоцветы зацепляются усиками за опору и взбираются на самый верх. Сначала усики, вытягиваясь, совершают круговые движения в поисках опоры. У тропических страстоцветов область их действия расширяется за счет движения самой верхушки побега, от которого отходит усик. Время полного оборота варьирует у разных видов. Так, у *страстоцвета сициосовидного* (P. sicyoides) усик совершает полный оборот за 30—45 мин. Найдя опору, он, как проволочная пружинка, плотно обвивается вокруг нее и подтягивает все растение вверх. Для образования полной петли требуется от нескольких минут до 1—2 дней. По мере роста растения образуются все новые и новые усики и лиана взбирается все выше и выше. Гибкие стебли лиан обычно хорошо переносят падение и, если выбранная ими опора оказывается ненадежной и дерево падает, увлекая их за собой, это не приносит им никакого вреда. Они тут же пускают новые побеги и взбираются вверх уже по соседним деревьям.

Другие представители семейства приспособились к ксерофитному образу жизни в засушливых условиях, где дорога каждая капля влаги. В результате образовались сильно утолщенные, клубневидные стебли, запасающие воду, а листья, уменьшая поверхность испарения, редуцировались, превратясь в колючки. Наиболее разительный пример приспособления к жизни в засушливых условиях — *адения шарообразная* (Adenia globosa), растущая в пустынях Восточной Африки. Стебель ее представляет огромную, диаметром до 1—2 м, зеленую, шарообразную «луковицу», из вершины которой расходятся многочисленные прутьевидные побеги, усаженные колючками — измененными листьями. Другой вид этого же рода — *адения ядовитая* (A. venenata) — имеет клубневидные двухметровые стебли с длинными жгутиковыми побегами. В юго-западных районах Африки в трещинах отвесных скал можно увидеть прилепившееся там странное сероватое растение, напоминающее формой и цветом большого серого ежа, ощетинившегося короткими, слабо разветвленными ветвями. Это *адения Пехуэла* (A. pechuelii), названная так по имени известного путешественника Л. Пехуэла, впервые обнаружившего ее в дебрях Африки. Из-за отсутствия цветков долгое время она оставалась загадкой для ботаников, и лишь значительно позже удалось определить ее положение в системе растительного царства и доказать принадлежность к страстоцветным.

Самым обширным в семействе является род страстоцвет, насчитывающий около 400 видов, распространенных главным образом в тропиках и субтропиках Нового Света. Лишь не-

сколько видов встречаются в тропической Азии, на Маскаренских островах, в Австралии, Полинезии и Новой Зеландии.

Благодаря прекрасным ароматным цветкам многочисленные виды этого рода культивируются во многих странах мира как декоративные. Нередко они используются для завивки шпалер в садах и парках и в комнатной культуре. Наиболее часто в оранжереях встречается *страстоцвет голубой* (P. caerulea, табл. 5) из Бразилии с голубой или синей полосатой короной и пурпуровыми столбиками. Его вы можете увидеть в оранжереях Ботанического сада в Ленинграде. Привилось оно у нас и в комнатной культуре.

Большую ценность представляют также плоды этих растений с ароматной и сочной мякотью. Плоды обычно овальной или яйцевидной формы, редко шаровидные, окраска их изменяется от желтой до фиолетовой. Оболочка плода у одних видов тонкая, суховатая, у других более толстая, губчатая. Мякоть, как правило, очень ароматная, кисло-сладкая. Внутри плода многочисленные семена, окруженные сочными ариллусами. Известно около 60 видов со съедобными плодами. Однако лишь небольшая часть их выращивается в культуре. Остальные используются как дикари.

Наиболее распространен в культуре *страстоцвет съедобный* (P. edulis) из Бразилии. Душистые, кисловато-сладкие плоды его, достигающие в длину 9 см, идут на приготовление напитков, шербетов, мороженого и различных желе. Это достаточно неприхотливое растение начинает плодоносить в первый или второй год от посева и при благоприятных условиях дает два урожая в год. Пальму первенства по вкусовым качествам, несомненно, держит *страстоцвет язычковый* (P. ligularis), или сладкая гранадилла, из горных областей Южной и Центральной Америки. Эта быстро растущая лиана не только используется как пищевое растение, но и служит великолепным декоративным растением. Ее применяют для завивки домов, шпалер и беседок. Особенно красивы ее оранжево-красные плоды, отличающиеся тонким ароматом. У *страстоцвета четырехгранного*, или *гигантской гранадиллы* (P. quadrangularis), плоды достигают 25—30 см в длину и 2—2,5 кг массы. Их подают на десерт и используют во фруктовых салатах. Съедобны также клубни этого растения, достигающие 4 кг массы и по вкусу напоминающие батат. Листья *страстоцвета мексиканского* (P. mexicana) и *страстоцвета шелковисто-опушенного* (P. holosericea) местные жители используют вместо чая.

Семена страстоцветных распространяются главным образом птицами и обезьянами, привлекаемыми яркой окраской плодов и вкусной мякотью. По сообщению Ридли, на острове Калимантан плоды страстоцветов охотно поедают фазаны, в зобах которых он обнаружил семена. Он же сообщает о нахождении нескольких растений *страстоцвета маленького* (P. minima) в Сингапурском ботаническом саду под одним из больших фиговых деревьев, куда семена этого растения могли быть занесены только птицами, прилетавшими лакомиться фигами. Яйцевидные многосемянные плоды *страстоцвета лавролистного* (P. laurifolia) служат пищей не только птицам и обезьянам, их охотно поедают летучие мыши. В Новой Зеландии плодами страстоцветов питаются голуби.

Многие виды этого рода обладают бактерицидным действием. Наибольший интерес представляет *страстоцвет красно-белый*, или *телесноцветный* (P. incarnata), введенный в культуру еще индейцами. Травянистые части ее используют в современной медицине для приготовления лекарств, действующих успокаивающе на центральную нервную систему. Препараты из страстоцвета красно-белого оказывают более сильное успокоительное действие, чем известный всем бром, и не вызывают неприятных последствий. В нашей стране этот вид возделывают во влажных субтропиках Западной Грузии. В климатических условиях этой республики у страстоцвета в зимний период полностью отмирают надземные части. Однако благодаря быстрому росту он успевает за один период вегетации дать новые 4—6-метровые побеги. Корни страстоцвета вонючего используют жители Южной Америки как хорошее средство от спазм, а корни страстоцвета четырехгранного как противоглистное. Среди местных жителей бытует поверье, что в корнях этого растения содержится вещество, обладающее летаргическим действием. Некоторые виды ядовиты и содержат различное количество гидроцианистых кислот.

Второй по объему род в этом семействе — адения — насчитывает более 80 видов, распространенных в тропиках Старого Света. Представители этого рода характеризуются самыми крупными в семействе однополыми цветками с очень маленькой короной или без нее и крайне разнообразными жизненными формами. Интересна этимология самого названия. По одним источникам род получил свое название по имени города Адена в Аравии, по другим — из-за наличия двух железок в основании листьев (происходит от греч. aden — железа). Многие виды этого рода ядовиты и содержат различные цианогенные гликозиды. Древесину *адении ядовитой* (A. venenata) применяют при лечении ран.

## СЕМЕЙСТВО СТАХИУРОВЫЕ (STACHYURACEAE)

К флакуртиевым, особенно к трибе сколопиевых (Scolopieae), очень близко стоит небольшое семейство стахиуровых. В это семейство входит один род — *стахиурус* (Stachyurus), получивший свое название от греческих слов stachys — колос и ura — хвост, по весьма условному сходству соцветия с хвостом. В настоящее время известно 16 видов, произрастающих в умеренных районах Восточной Азии, из них 6 видов обитают в Японии, а остальные — в континентальном Китае, восточных Гималаях, Северной Бирме, Индокитае и на острове Тайвань.

Лишь один вид — *стахиурус гималайский* (S. himalaicus) — небольшое дерево. Все остальные виды — кустарники 1,5—3 м или реже высотой до 5 м. Они листопадные или вечнозеленые, с очередными, разнообразной формы листьями — от ланцетных до округло-эллиптических, с характерным жилкованием (иногда по краю листа со вторичными жилками, параллельными главной жилке). Мелкие цветки собраны в висячие или прямые пазушные кисти или колосья, появляющиеся на побегах прошлого года перед распусканием листьев. При цветении листья при основании соцветий либо остаются (у видов секции каллозурус — Callosurus), либо рано опадают (секция гимнозурус — Gymnosurus).

Для рода стахиурус характерны очень мелкие (около 8 мм длины) обоеполые или полигамные четырехчленные цветки с 2 сросшимися у основания прицветничками. Подобное строение цветка можно встретить в родах *сколопия* (Scolopia) и *псевдосколопия* (Pseudoscolopia) семейства флакуртиевые. Однако тычинки у этих родов многочисленные, а в роде стахиурус их 8, расположенных в 2 круга, и гинецей из 4 плодолистиков, столбик с четырехлопастным головчатым рыльцем.

Завязь у стахиуруса верхняя, одногнездная, с 4 интрузивными, почти сросшимися плацентами. Плоды ягодообразные, с кожистым околоплодником, шаровидные, обычно диаметром 7—8 мм, редко 18—20 мм, как у *стахиуруса крупноплодного* (S. macrocarpa). Семена многочисленные, очень мелкие с сочным ариллусом и обильным эндоспермом.

В Японии нередко около домов и в парках сажают *стахиурус ранний* (S. praecox), цветущий в марте — апреле, до распускания листьев, обладающий красивыми желтоватыми цветками и ярко-зелеными листьями длиной до 7—14 см, плодоносящий в июле — августе (рис. 17). В нашей стране встречается в культуре на Черноморском побережье Кавказа; здесь он ежегодно цветет и плодоносит.

## СЕМЕЙСТВО ФИАЛКОВЫЕ (VIOLACEAE)

Род *фиалка* (Viola) — единственный представитель в нашей флоре обширного и многообразного семейства фиалковых, широко распространенного по земному шару, особенно в тропических и субтропических областях. Оно включает 18 родов и 850—900 видов, из которых более половины принадлежит роду фиалка. Обширный ареал фиалки протягивается от Арктики на севере до Огненной Земли и Фолклендских островов, Капской области, Австралии, Тасмании и Новой Зеландии на юге. В тропических и субтропических областях фиалки растут в горах, встречаясь на высоте до 4600 м в Перу и Боливии. Два других крупнейших рода семейства — *ринорея* (Rinorea) и *гибантус* (Hybanthus), охватывающие более трех четвертей оставшихся видов, распространены в тропиках обоих полушарий; последний род проникает на севере и юге своего ареала в умеренную зону. Примитивный род ринорея имеет пантропическое распространение. Остальные роды ограничены либо одним континентом, либо даже единственным архипелагом. Половина всех родов семейства приурочена к тропикам Нового Света.

Разнообразен габитус этих растений — от крошечных ползучих трав до крупных деревьев тропического дождевого леса высотой до 30 м. Виды фиалковых — травы, большей частью многолетние, полукустарники, вечнозеленые или листопадные кустарники, гораздо реже деревья. Некоторые фиалковые — лазящие кустарники или лианы влажного тропического леса. *Аллексис каулифлорная* (Allexis cauliflora) — «розеточное» деревце высотой не более 10 м или кустарник в подлеске дождевого леса экваториальной Африки. Крупные обратноланцетовидные листья собраны пучком на верхушке неразветвленного стебля или на немногих боковых ветвях. Необычный для фиалковых облик имеют колючие, сильно разветвленные кустарники некоторых американских и австралийских видов гибантуса и новозеландских видов *гименантеры* (Hymenanthera). Многочисленные эндемичные виды фиалок в высокогорных Андах, особенно в Чили, в высшей степени своеобразные «розеточные» растения, совершенно непохожие на наши обычные фиалки. Плотные розетки из многочисленных мелких листьев, часто с хрящеватым краем, удивительно напоминают розетки молодила (Sempervivum).

Листья фиалковых очередные или редко супротивные (гибантус), иногда двурядные, простые, обычно цельные (у некоторых фиалок лопастные), большей частью снабженные прилистниками.

Цветки одиночные (или расположены по 2) в пазухах листьев или чаще собраны в разнообразные соцветия (рис. 18). У ряда фиалковых наблюдается каулифлория. Цветки обоеполые или редко однополые, актиноморфные или зигоморфные. Чашелистиков 5, обычно равной длины, свободные, редко сросшиеся в основании, обычно остающиеся до созревания плода. Лепестков 5, в зигоморфных цветках самый нижний (передний) лепесток крупнее остальных, в основании с мешковидным или горбовидным выростом или вытянут в шпорец. Тычинок 5, чередующихся с лепестками. Нити тычинок очень короткие (иногда почти отсутствуют), свободные или более или менее сросшиеся, реже срастаются полностью в трубку, которая окружает завязь. Связник часто продолжен выше пыльников в перепончатый надсвязник. Пыльники интрорзные, вскрывающиеся продольной щелью, редко открывающиеся на верхушке, свободные или сросшиеся вокруг завязи. Тычинки все одинаковые или почти одинаковые, обычно с нектароносными придатками на спинке нитей (ринорея и близкие роды, см. рис. 18), которые иногда могут быть соединены в трубку, или в зигоморфных цветках две передние тычинки на спинке с мешковидными, горбовидными или шпорцевидными нектарниками, вдающимися в шпорец переднего лепестка, где скапливается нектар. Гинецей из 3, редко 2, 4 или 5 плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с 3 (2—5) париетальными плацентами, каждая с 1—2-многими анатропными семязачатками. Столбик простой, в зигоморфных цветках часто в основании s-образно изогнут, с более или менее вперед направленной верхушкой. Рыльце простое, редко 3—5-лопастное. У подавляющего большинства фиалковых плод — 3-створчатая локулицидная коробочка, редко ягода или ореховидный. Семена с прямым зародышем с плоскими семядолями и обычно обильным, мясистым эндоспермом, часто с ариллоидом. У древесных лиан *анхиетеи* (Anchietea) и *агатеи* (Agatea) семена крылатые, у некоторых ринорей — шерстисто опушенные (рис. 18 и 19). Линейно-веретеновидные семена *фузиспермума* (Fusispermum) снабжены желтым однобоким ариллоидом, гораздо более крупным, чем само семя.

В процессе эволюции фиалковые приспособились к жизни в самых различных местообитаниях. Поразительный пример приспособления к разнообразным экологическим условиям представляет род фиалка. Одни виды фиалок — тене- и влаголюбивые растения. Они встречаются в лесах, в зарослях кустарников, на лесных полянах, по берегам рек и ручьев, на лугах и болотах. Другие виды, напротив, солнцелюбивые растения, предпочитают солнечные,

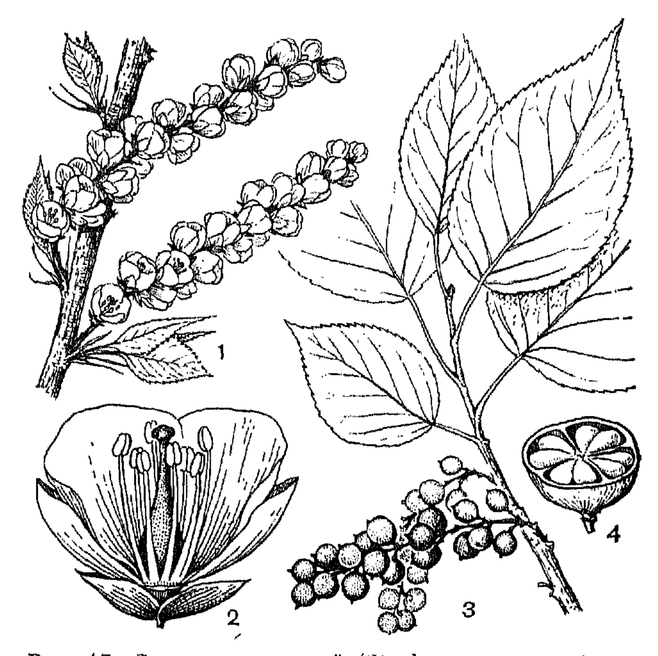



Рис. 17. Стахиурус ранний (Stachyurus praecox):
1 — ветвь с соцветиями; 2 — цветок; 3 — ветвь с плодами; 4 — завязь в разрезе.

сухие, открытые склоны холмов, песчаные приморские дюны, вересковые пустоши. Фиалки растут в степях и прериях и даже в полупустынях. «Розеточные» фиалки, произрастающие в высокогорных Андах на обширных каменистых осыпях, великолепно приспособлены к сильной летней жаре и сухости в течение 5 месяцев и к очень низким зимним температурам остального времени года, когда выпадает снег.

Фиалковые — энтомофильные растения. Яркая окраска венчика и цветовые контрасты, бородки волосков и нектарные «указатели» на лепестках, аромат цветков, зигоморфия, своеобразное строение тычинок и гинецея (особенно у фиалки), протандрия у некоторых видов, обильный нектар, выделяемый нектарниками, а также каулифлория — разнообразные приспособления к насекомоопылению. Цветки фиалки посещают разнообразные насекомые, разыскивающие нектар и поедающие пыльцу. Строение цветка фиалки прекрасно приспособлено к насекомоопылению. Цветок фиалки имеет 5 неравных свободных лепестков. Самый нижний из них продолжен в шпорец, где скапливается нектар, выделяемый изогнутыми шпорцевидными придатками двух самых нижних тычинок. Тычинки с очень короткими нитями плотно окружают завязь. Крупные перепончатые придатки связников, плотно смыкаясь друг с другом и сжимая столбик ниже рыльца, образуют полый конус. Пыльники, вскрываясь, освобождают сухую порош-

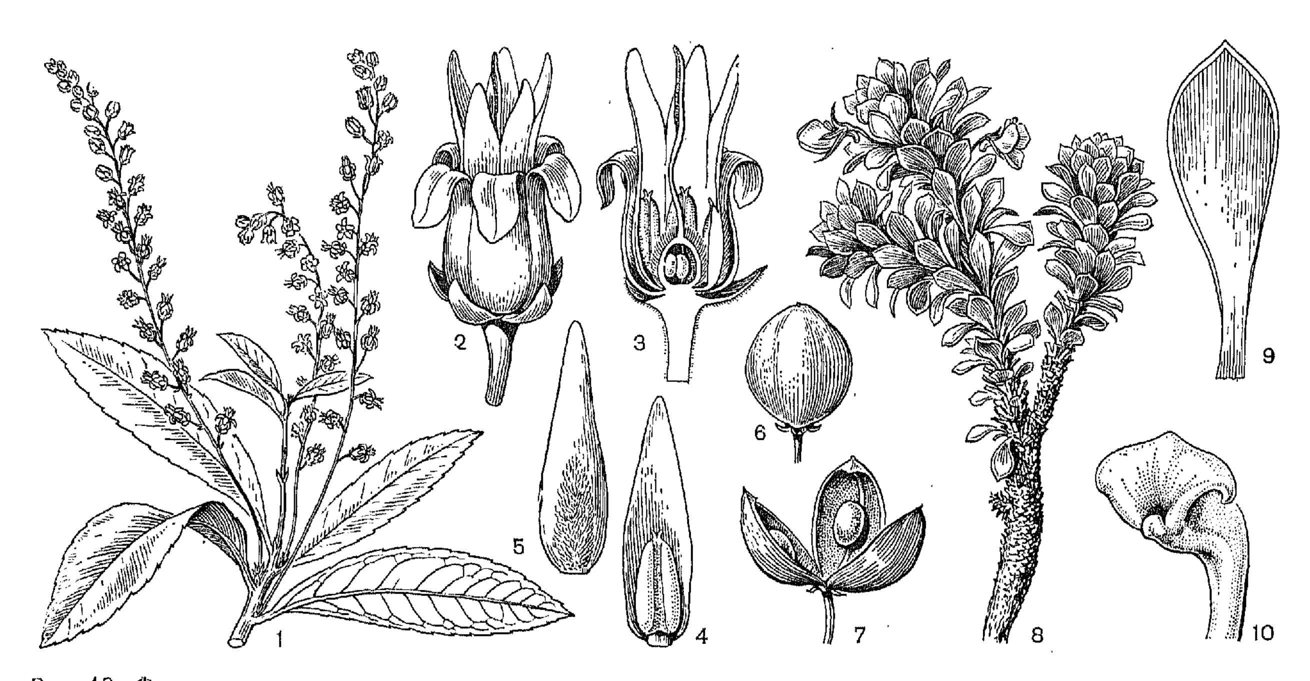


Рис. 18. Фиалковые.

Ринорея физифора (Rinorea physiphora): *1* — фрагмент побега с соцветиями; *2* — цветок; *3* — продольный разрез цветка; *4* — тычинка с нектароносным придатком на спинке нити (с внутренней стороны); *5* — тычинка с нектароносным придатком на спинке нити (с наружной стороны); *6* — плод; *7* — раскрытая коробочка с семенами. Фиалка котиледон (Viola cotyledon): *8* — общий вид растения с цветками; *9* — лист с хрящеватым краем; *10* — рыльцевая головка.

ковидную пыльцу внутрь конуса. Крючковидно изогнутая верхушка столбика с рыльцевым отверстием, обычно погруженным и направленным вперед, выступает из конуса и закрывает вход в цветок. Столбик, изогнутый в основании, вращается в зоне изгиба и вновь возвращается в первоначальное положение после отклонения его посещающим насекомым. Движение столбика вызывает выделение капельки слизи из отверстия рыльцевой полости, к которой прилипают пыльцевые зерна. Важнейшая функция слизи — увеличение поверхности, «улавливающей» пыльцу. Пыльцевые зерна прорастают лишь внутри рыльцевой полости. У многих видов имеются приспособления к предотвращению самоопыления при посещении насекомыми — пространственное разделение пыльников и рыльца, конфигурация головки столбика, разнообразные выросты, жесткие волоски, протандрия.

В первые дни цветения, когда пыльца ограничена конусом придатков и наименее доступна насекомым, перекрестное опыление осуществляют ищущие нектар средне- и длиннохоботные насекомые, наиболее приспособленные к питанию на цветках фиалки. В конце цветения, когда пыльца освобождается из конуса и накапливается на переднем лепестке (при этом пыльцевые зерна остаются жизнеспособными в течение нескольких часов), появляется дополнительная возможность для переноса пыльцы также короткохоботными посетителями, т. е. возможность случайного перекрестного опыления и самоопыления — переноса пыльцы от переднего лепестка к отверстию рыльцевой полости. Таким образом, при отсутствии посетителей с более длинным хоботком преобладает самоопыление.

Насекомое в поисках нектара вставляет хоботок, нагруженный пыльцой с другого цветка, в шпорец через желобок переднего лепестка. Хоботок, проскальзывая под столбиком, преграждающим вход в цветок, слегка поднимает столбик и касается отверстия рыльцевой полости, оставляя на нем принесенную пыльцу. Клювик, или у *фиалки трехцветной* (Viola tricolor) губовидный придаток, в основании отверстия рыльца функционирует как скребок, соскабливая пыльцу с тела насекомого. Пыльцевые зерна скапливаются и прилипают к отверстию рыльца благодаря выделению липкой слизи. Когда хоботок проникает к нектару, голова насекомого толкает столбик, поднимая его полностью. Столбик открывает конус придатков, и каскад пыльцы обрушивается на хоботок и голову посетителя. В это же время пыльца на отверстии рыльца проталкивается головой опылителя в рыльцевую полость. После сбора нектара насекомое вытягивает хоботок с новой порцией пыльцы, которая будет в свою очередь отложена на отверстие рыльца другого цветка.

Столбик возвращается в первоначальное положение, закрывая конус придатков и одновременно «проглатывая» любые пыльцевые зерна, еще остающиеся на отверстии рыльца.

Интересный пример сопряженной эволюции цветка и опылителей представляет *фиалка шпорцевая* (V. calcarata), произрастающая в Альпах и Южной Юре на высоте (1600) 2400—3000 м над уровнем моря на альпийских лужайках и щебнистых осыпях. Крупные бархатисто-голубые цветки снабжены таким длинным шпорцем (13—25 мм), что только тонкие хоботки бабочек могут достать нектар на дне шпорца. Эта фиалка опыляется 9 видами дневных и ночных бабочек, бражников, но наиболее эффективный опылитель — хоботник (языкан) обыкновенный. С другой стороны, *фиалка двухцветковая* (V. biflora, табл. 6) с очень коротким и толстым шпорцем (всего 2—3 мм длины) опыляется главным образом мухами.

*Фиалка полевая* (V. arvensis) — самоопыляющееся растение. Самоопыление происходит в бутоне. Автогамия, очевидно, преобладает у высокогорных видов фиалки в Андах Чили. Сильно развитые придатки на верхушке булавовидного столбика закрывают вход в трубку венчика и тем самым затрудняют доступ насекомых к нектару.

Весенние цветки фиалки, столь сложно устроенные, часто остаются, однако, бесплодными и не завязывают коробочки, очевидно, из-за отсутствия необходимых опылителей в это время года. Обильные же семена у многих видов фиалки образуют мелкие, невзрачные, похожие на бутоны, не раскрывающиеся и самоопыляющиеся (клейстогамные) цветки. Они развиваются позже — в конце весны и летом — на прямостоячих стеблях, или на ползучих побегах (столонах), или подземно на коротких корневых отпрысках, иногда зарываясь в землю. Клейстогамные цветки известны также у некоторых американских видов гибантуса.

Плоды фиалковых варьируют от мелких, величиной с горошину, до довольно крупных, как у *леонии западной* (Leonia occidentalis) из Колумбии, ореховидный плод которой достигает в диаметре 7—8 см. Пузыревидно вздутые коробочки анхиетеи открываются рано, и семена созревают непокрытыми, как это наблюдается, например, у некоторых барбарисовых. У африканского растения *декорселла странная* (Decorsella paradoxa), завязь у которой раскрывается, вероятно, перед или после опадения лепестков, на 3 (редко 2) звездчато распростертых плацентах обнажаются развивающиеся семязачатки. Сами семена крупные, костянковидные, с окрашенной кожурой.

Целый ряд представителей семейства, например, виды гибантуса и фиалки,— автохор-

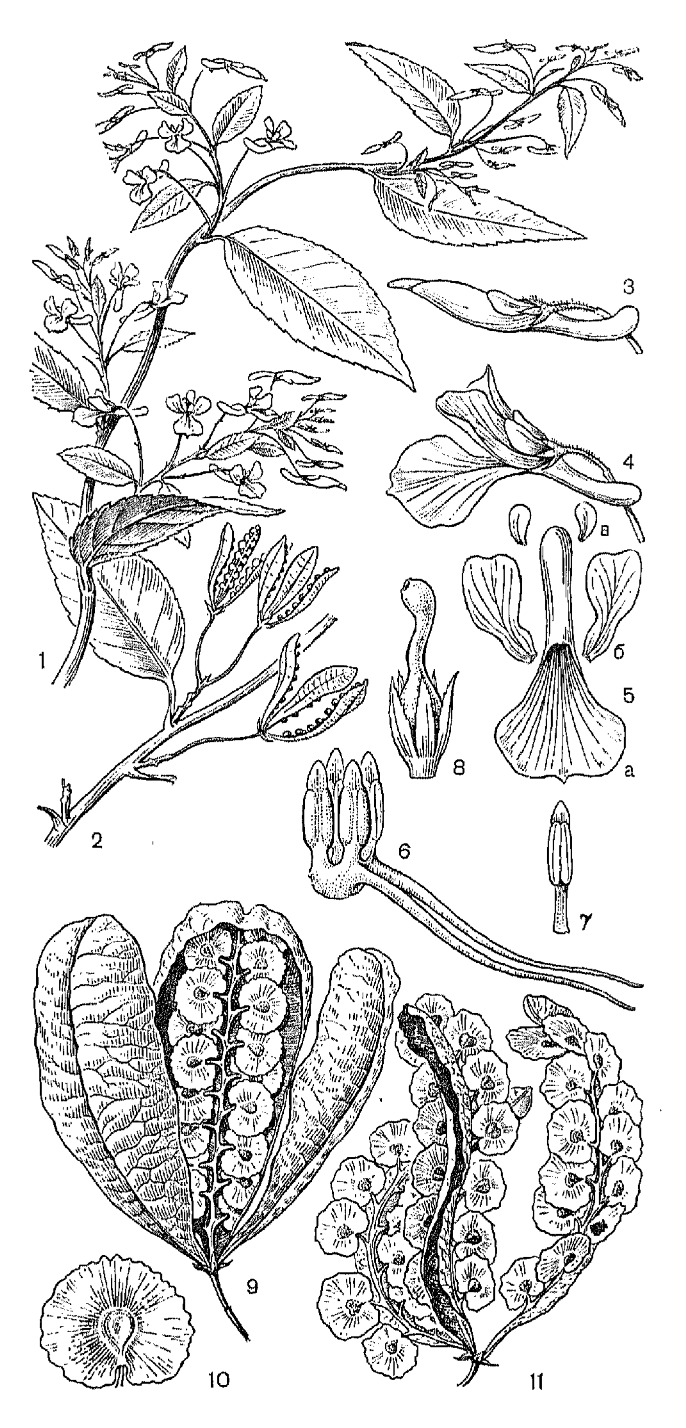



Рис. 19. Фиалковые.

А н х и е т е я  ц е л е б н а я (Anchietea salutaris): *1* — цветущий побег; *2* — фрагмент побега с молодыми плодами; *3* — бутон; *4* — раскрытый цветок; *5* — венчик (*а* — передний лепесток со шпорцем, *б* — боковые лепестки, *в* — задние лепестки); *6* — тычинки, попарно сросшиеся друг с другом, две передние тычинки со шпорцами; *7* — свободная задняя тычинка; *8* — гинецей; *9* — коробочка с крылатыми семенами; *10* — семя. А н х и е т е я  ц е л е б н а я  р а з н о в и д н о с т ь  М а р т и у с а (A. salutaris var. martiana): *11* — коробочка с линейными створками и крылатыми семенами.

ные (разбрасывающие семена) растения. Их «взрывные» коробочки, эластично раскрываясь на три лодочковидные створки, выбрасывают семена. Замечательный пример болеоавтохории, сравнительно редкой среди растений подлеска тропического леса, представляет аллексис каулифлорная. При раскрывании коробочки две ее нижние створки постепенно отгибаются вниз, а верхняя, с одним полупокрытым семенем, выпрямляется и при высыхании выбрасывает семя далеко от материнского растения.

Многие фиалки — первично автохорные растения. Они имеют плоды с довольно утолщенным килем, на котором в 3 ряда расположены семена, и тонкими боковыми крыльями. Высыхая, края створок загибаются вверх, плотно смыкаются и с силой выжимают и выбрасывают одно за другим гладкие семена, примерно так же, как мы стреляем вишневой косточкой, сжимая ее между пальцами. Смыкание створки происходит в результате сильного поперечного сокращения мощной механической ткани (колленхимы) плаценты. Дальность полета семян может достигать 5,5 м.

Выброшенные из коробочек или просто выпавшие из них семена разносят затем муравьи, которых привлекают сочные, маслянистые выросты (масляные тела, или элайосомы) семян. Муравьи откусывают их, не повреждая само семя, и затем ненужные семена выбрасывают на некотором расстоянии (до 75 см) от материнского растения.

Большинство фиалок сочетает автохорию и распространение муравьями, т. е. является диплохорными растениями.

*Фиалка душистая* (Viola odorata, табл. 6) — чисто мирмекохорное растение. Семена ее снабжены очень крупными элайосомами. Количество проросших семян увеличивается после того, как кожура была обгрызена челюстями муравьев. Семена с искусственно удаленными элайосомами муравьи не трогают. Клейстогамные семена переносятся муравьями менее часто, хотя имеют крупные элайосомы. Выбрасывающий механизм у чисто мирмекохорных видов полностью утерян. Слабые, лежачие плодоножки опускают коробочки на землю. Раскрываясь, коробочки высыпают зрелые семена непосредственно под материнским растением. Семена обычно крупные, с крупными элайосомами, гораздо более длинными, чем у диплохорных видов.

Имеются указания о распространении семян фиалок птицами, ящерицами, оленями, козами и горными сернами, а также коровами и лошадьми. Семена некоторых фиалок переносятся дождевыми и речными водами.

Мелкие, фиолетовые, темно-голубые, пурпурные, почти черные или белые ягоды *мелицитуса* (Melicytus) охотно поедают птицы. Птицами, вероятно, распространяются также белые или пурпурные ягоды гименантеры и сочные со слизистым перикарпием ягоды *глеоспермума* (Gloeospermum).

Благодаря крылатым семенам виды анхиетеи и агатеи приспособлены к распространению ветром.

Система семейства фиалковых, предложенная ее монографом Г. Мельхиором (1925), отражает ход эволюции от древесных форм к травянистым и от актиноморфного цветка к зигоморфному. Все роды фиалковых, за исключением леонии, принадлежат к подсемейству фиалковых (Violoideae).

Род ринорея — самый примитивный в семействе фиалковых — насчитывает 280 (по другим данным 340) видов, произрастающих в тропиках обоих полушарий, особенно в Африке. Эти кустарники или небольшие деревья (иногда высотой до 25 м) — характерные растения подлеска тропического дождевого леса. Большинство видов ринореи имеет еще полностью актиноморфные цветки со свободными тычинками.

Самый специализированный род семейства — фиалка. Известно около 500 видов, распространенных преимущественно в умеренной зоне северного полушария и ограниченных в тропиках и субтропиках горными областями. Немногие виды проникают в Арктику. Большинство фиалок — многолетние, реже однолетние травы с развитым облиственным стеблем или «бесстебельные» растения с розеткой прикорневых листьев, нередко со столонами, иногда полукустарники (в Западном Средиземноморье, в Капской области, в Южном Чили и на Гавайских островах).

Большинство фиалок северной умеренной зоны принадлежит к секциям фиалка (Viola) — «настоящие фиалки»,— наиболее полиморфной и богатой видами, и меланиум (Melanium) — «анютины глазки» — самой продвинутой секции рода. Последней принадлежат такие необычайно декоративные растения, как *фиалка алтайская* (V. altaica), *фиалка желтая* (V. lutea), фиалка шпорцевая, *фиалка альпийская* (V. alpina), а также обычная фиалка трехцветная.

Особое место в семействе фиалковых занимает род *леония* (Leonia), составляющий подсемейство леониевые (Leonioideae). Виды леонии (их 6) — деревья тропической Южной Америки с прозрачно-точечными листьями и мелкими правильными цветками в верхоцветных соцветиях.

Некоторые виды фиалковых известны издавна как лекарственные растения. Их целебные свойства объясняются присутствием во всех частях растения (особенно корнях и корневи-

щах) сапонина, инулина, виолина и других алкалоидов, приближающихся по своему действию к эметину. «Белый рвотный корень» (Hybanthus calceolaria) используют в Бразилии как заменитель настоящей ипекакуаны. Такое же применение находят корни некоторых других видов гибантуса Южной Америки и Азии, а также *анхиетеи целебной* (Anchietea salutaris, рис. 19) из Бразилии и Анд, *нуазетии длиннолистной* (Noisettia longifolia), некоторых фиалок. Горькую кору *ринореи куспа* (Rinorea cuspa) в Колумбии используют как средство против лихорадки. Траву фиалки трехцветной, корневища и траву фиалки душистой и некоторых других видов применяют для лечения различных болезней. Листья *ринореи физифора* (Rinorea physiphora) негритянское население Бразилии употребляет в пищу в качестве овощей (рис. 18).

Многие виды фиалки и их гибриды культивируют как декоративные растения. Особенно широко распространены в культуре фиалка душистая и садовые *анютины глазки* (V. x wittrockiana), которые, вероятно, произошли от скрещивания фиалки желтой, фиалки трехцветной и фиалки алтайской.

На юге Франции, в окрестности Ниццы, и в Северной Италии, около Пармы, разводят пармскую фиалку (крупноцветковая махровая разновидность фиалки душистой) для производства дорогих духов. В нашей стране на Южном берегу Крыма выведено два сорта фиалки, листья которых дают хорошее эфирное масло, применяемое в парфюмерии.

## СЕМЕЙСТВО БИКСОВЫЕ (BIXACEAE)

К числу растений, культивируемых с древних времен южноамериканскими индейцами, принадлежит *бикса орельяна* (Bixa orellana, рис. 20), вероятно, единственный представитель рода *бикса* (по другим данным он насчитывает 2—4 вида). Это растение произрастает дико в тропической Америке, оно широко возделывается во всех тропических странах мира и легко дичает. Бикса — вечнозеленый кустарник или небольшое дерево, от 1,5 до 10 (15) м высотой, с красноватым соком. Листья очередные, крупные, цельные, снабженные рано опадающими прилистниками. Обычно они яйцевидные, на верхушке удлиненно-остроконечные и часто сердцевидные в основании, пальчатонервные, на нижней стороне с красными точками. Побеги, листья, соцветия нередко густо усеяны красновато-коричневыми чешуйками. Во всех частях растения имеются заполненные смолой секреторные клетки и лизигенные полости со слизью. Членики сосудов с простой перфорацией. Довольно крупные (3—6 см в диаметре)

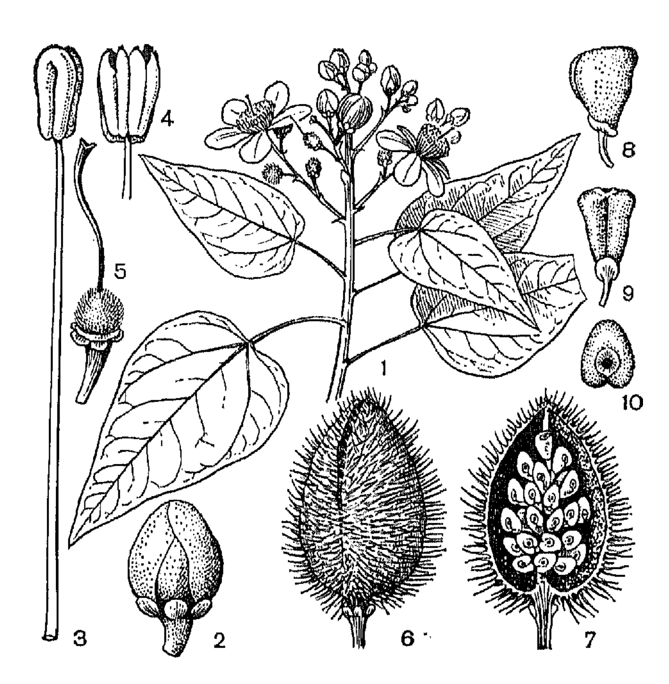


Рис. 20. Бикса орельяна (Bixa orellana):

*1* — побег с цветками; *2* — цветочный бутон (видны желёзки); *3* — тычинка; *4* — раскрывание пыльника щелями; *5* — завязь и столбик с двулопастным рыльцем (лепестки удалены); *6* — коробочка, раскрывающаяся двумя створками; *7* — продольный разрез плода (видны семена); *8* — семя (вид сбоку); *9* — семя (вид спереди); *10* — семя (вид сверху).

розовые или белые душистые цветки собраны в верхушечные метелки. Цветки обоеполые, правильные, с 5 черепитчатыми, опадающими при раскрывании бутона чашелистиками и с 5 свободными, черепитчатыми лепестками. Многочисленные тычинки с длинными и тонкими нитями развиваются центробежно — от центра к краю. Пыльники, изогнутые в виде подковы, вскрываются короткими щелями у верхушки (морфологически — в средней части пыльника). Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые. Гинецей из 2 плодолистиков с тонким нитевидным столбиком с 2-лопастным рыльцем. Завязь одногнездная, с 2 париетальными плацентами и многочисленными анатропными семязачатками. Цветки биксы посещают различные виды пчел и шмели. Во время опыления широко раздвинутые лопасти рыльца выделяют обильную жидкость, в которой прорастают пыльцевые зерна.

Крупные, длиной до 4,5 см, красные, красновато-коричневые или зеленые коробочки, усаженные длинными или иногда короткими колючками, реже почти гладкие, открываются 2 (редко 3—4) створками. При созревании плода перепончатый эндокарпий отчленяется. Многочисленные обратнояйцевидно-угловатые семена с крупным зародышем и с обильным, богатым крахмалом эндоспермом покрыты снаружи

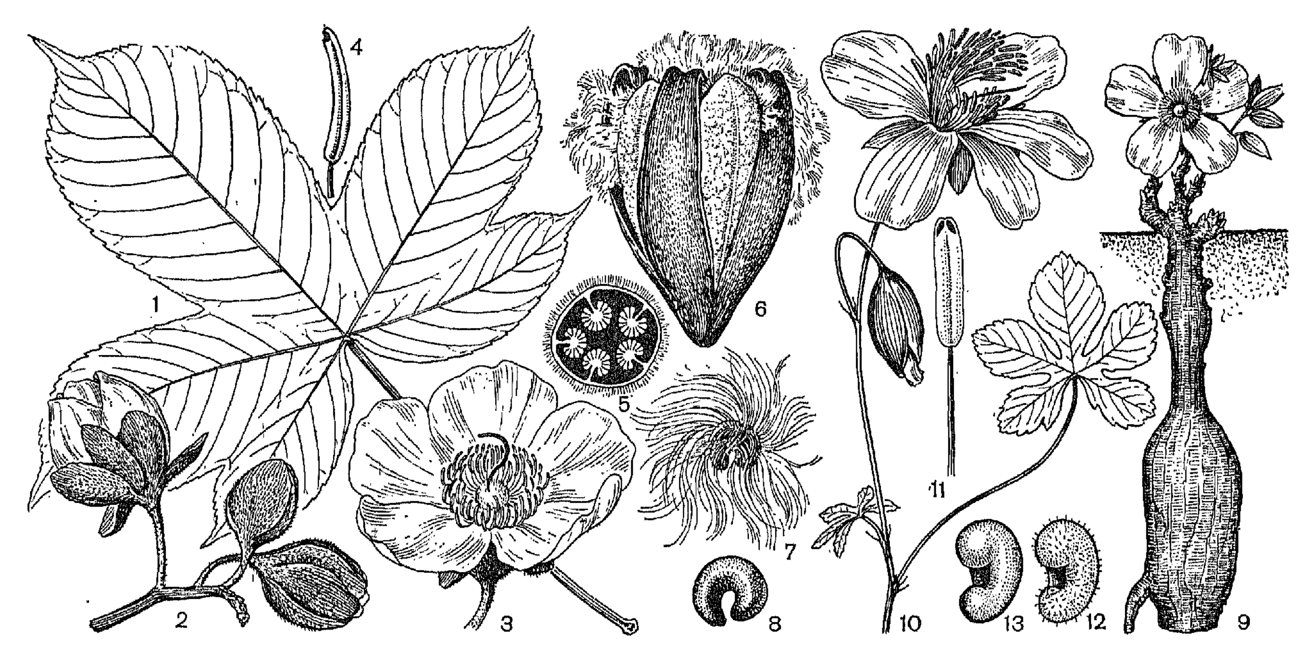



Рис. 21. Кохлоспермовые.

Кохлоспермум виноградолистный (Cochlospermum vitifolium): *1* — лист; *2* — фрагмент соцветия с бутонами; *3* — цветок; *4* — тычинка; *5* — поперечный разрез завязи; *6* — коробочка с семенами; *7* — семя с шерстистыми волосками; *8* — семя с удаленной наружной семенной кожурой. Кохлоспермум красильный (C. tinctorium): *9* — корневище с цветущим побегом. Амореуксия Райта (Amoreuxia wrightii): *10* — общий вид цветущего растения; *11* — тычинка. Амореуксия пальчатонадрезная (A. palmatifida): *12* — семя (виден рубчик и семенной шов); *13* — семя с удаленной наружной кожурой.

тонкой оранжево-красной мясистой кожурой из многочисленных сосочков, слившихся в ариллоидоподобную массу. Их охотно поедают птицы.

Растет бикса часто по берегам рек и ручьев, в лесах и зарослях кустарников, на заброшенных полях, вблизи домов, встречается от Мексики до Бразилии и Аргентины.

Во всех частях растения содержится красящий пигмент, особенно богата им мясистая семенная кожура, которая является источником красновато-оранжевой краски, известной как «аннатто», «орлеан», а также «ачиоте», «руку» или «уруку». Главная составная часть ее — красное красящее вещество биксин. Эту безвредную краску широко применяют для подкрашивания масла, маргарина, сыров, шоколада и некоторых других пищевых продуктов, а также масел, воска, косметики. Прежде использовали ее для окрашивания шелка и шерсти. Местное население Латинской Америки применяет семена биксы при приготовлении пищи — для подкрашивания риса, соусов, супов. Индейцы раскрашивают краской свои тела как для украшения, так и для защиты от комаров, москитов и других насекомых. Небольшое (в настоящее время насчитывающее всего 125 человек) племя индейцев в Западном Эквадоре, известных как «красные» (Colorado Indians), постоянно окрашивают биксой все тело — от кончиков волос до ступней, полагая, что алая краска, символизирующая кровь, обладает магическим действием, предотвращая зло, несчастья и смерть, подстерегающие их на каждом шагу. Кору, листья, семена и корни биксы применяют в народной медицине. Это растение часто выращивают в садах как декоративное и используют для изгородей.

Некоторые современные авторы, как А. Кронквист (1968), Р. Торн (1976) и Дж. Корнер (1976), с биксовыми объединяют небольшое семейство кохлоспермовые (Cochlospermaceae, рис. 21). Биксовые в таком более широком понимании делятся на подсемейства биксовые (Bixoideae) и кохлоспермовые (Cochlospermoideae). В подсемейство кохлоспермовых входят пантропический род *кохлоспермум* (Cochlospermum, около 15—20 видов) и американский род *амореуксия* (Amoreuxia, 7 видов, распространенных от южных районов США до Перу). Некоторые виды кохлоспермума представляют собой полукустарники с клубневидными корневищами. Остальные представители подсемейства — деревья или кустарники. От биксовых кохлоспермовые отличаются главным образом тем, что пыльники обычной, не подковообразной формы, листья пальчатолопастные и гинецей из 5—3 плодолистиков.

## СЕМЕЙСТВО ЛАДАННИКОВЫЕ (CISTACEAE)

Ладанниковые — вечнозеленые или полувечнозеленые, невысокие, сильно разветвленные кустарники, гораздо чаще полукустарники или травы, многолетние или реже однолетние. Листья супротивные, реже очередные, снабженные прилистниками или без прилистников, часто мелкие, разнообразные по форме, иногда игловидные или чешуевидные, нередко с завернутым краем; у некоторых видов *ладанника* (Cistus) они клейкие. Своеобразно опушение этих растений, состоящее из простых, одноклеточных, одиночных или собранных в пучки, звездчатых, щитковидных или железистых волосков, выделяющих ароматическую смолу — ладан.

Цветки обычно крупные (диаметром до 8 см у *ладанника ладанопосного* — C. ladanifer, рис. 22), реже мелкие и невзрачные, собраны в верхоцветные кистевидные соцветия или одиночные, обоеполые, с двойным околоцветником. Некоторые виды образуют двоякие цветки — хазмогамные (открытые) и клейстогамные (закрытые). Чашелистики и лепестки в почкосложении свернуты в противоположных направлениях. Чашелистиков 3 или 5 (из них два наружных обычно мельче), скрученные в бутоне. Лепестков 5, редко 3, большей частью смятые в бутоне, обычно рано опадающие. В клейстогамных цветках лепестки часто отсутствуют. Многочисленные тычинки (редко их всего 3—12), расположенные на удлиненном и часто дисковидном выступе цветоложа, развиваются центробежно. У рода *фумана* (Fumana) наружные тычинки стерильные, без пыльников. Пыльники вскрываются продольно. Гинецей состоит из 5 (у ладанника) или 3 (у остальных родов), редко из 10 (у ладанника ладаноносного) плодолистиков; столбики более или менее сросшиеся. Завязь 1-гнездная или в результате срастания интрузивных париетальных плацент иногда 3—5- или 10-гнездная, обычно с многими семязачатками на каждой плаценте, редко с 2 или даже с 1 семязачатком. Семязачатки более или менее ортотропные, редко анатропные.

Плод — кожистая или деревянистая локулицидная коробочка, раскрывающаяся 3 или 5 (10) створками (ладанник) до середины или почти до основания. Лишь у *ладанника монпельенского* (C. monspeliensis) коробочка вскрывается только на верхушке пятью назад отогнутыми зубцами (рис. 22, *5*). Семена мелкие, с обычно согнутым или свернутым, редко почти прямым (лехея — Lechea) зародышем и обильным мучнистым или хрящеватым эндоспермом.

Семейство включает 8 родов и более 200 видов, распространенных главным образом в умеренных областях северного полушария; лишь 3 вида *солнцецвета* (Helianthemum) известны во внетропической Южной Америке. Ареал ладанниковых в Старом Свете простирается от островов Зеленого Мыса и Канарских островов на западе через все Средиземноморье, Западную и Среднюю Азию до Джунгарии на востоке. Большинство ладанниковых сосредоточено в Средиземноморской области, где встречаются роды ладанник, *галимиум* (Halimium), *туберария* (Tuberaria), фумана и солнцецвет. Лишь немногие виды туберарии, фуманы и солнцецвета произрастают в Центральной Европе, проникая на север до Южной Швеции, островов Готланд и Эланд, Южной Финляндии и Кольского полуострова. Второй центр распространения семейства — Новый Свет, где встречаются эндемичные для Америки роды *лехея* (Lechea) и *гудзония* (Hudsonia), а также виды солнцецвета, выделяемые некоторыми ботаниками в отдельный род *крокантемум* (Crocanthemum). В Новом Свете ладанниковые наиболее разнообразны в Северной Америке (главным образом на юго-востоке США). Они распространены на север до субарктической Канады. В Южной Америке ладанниковые известны в Чилийских Андах, а также на востоке континента — в Южной Бразилии, Уругвае и Аргентине, проникая на юг до 40° ю. ш.

Рис. 22. Ладанниковые.

Ладанник монпельенский (Cistus monspeliensis): *1* — цветущий побег; *2* — андроцей и гинецей (венчик и чашечка удалены); *3* — чашечка; *4* — фрагмент побега с плодами; *5* — коробочка, вскрывающаяся зубцами; *6* — семя. Ладанник ладаноносный (C. ladanifer): *7* — коробочка, вскрывающаяся створками.

Ладанниковые — растения сухих, открытых, солнечных местообитаний. Большинство видов селится на известняках или песчаных субстратах. В Средиземноморье представители семейства — важнейший элемент растительности маквиса, гарриги и фриганы. Кроме того, ладанники — характерные растения подлеска светлых вечнозеленых, сосновых и можжевеловых лесов. Нередко ладанниковые произрастают в степях на засоленных почвах. Ряд видов солнцецвета и фуманы — обитатели пустынь Северной Африки и Азии. Американские представители семейства — характерные растения прерий и пустынь, сухих сосновых лесов и песчаных морских побережий.

Виды ладанника устойчивы к выжиганию пожарами, столь обычными и частыми в Средиземноморье. Насаждения, разрушенные огнем, быстро восстанавливаются семенами или иногда с помощью корневых отпрысков. Пожар стимулирует массовое прорастание семян ладанника. Распахивание и пожары способствуют широкому распространению ладанника, образованию чистых насаждений, сохраняющихся в течение нескольких лет, в то время как другие растения уничтожаются огнем. Ароматные выделения листьев защищают растения от поедания животными, что также благоприятствует их широкому распространению.

Приспособление некоторых солнцецветов к произрастанию в пустыне хорошо видно на примере *солнцецвета каирского* (H. kahiricum) — замечательного растения египетско-аравийской пустыни, встречающегося на каменистой гамаде, в трещинах скал, в песчаной гальке вади. Листья, появляющиеся на растении с началом дождей, более крупные, почти плоские и слабо опушенные. В их пазухах развиваются побеги с гораздо более мелкими, узкоэллиптическими листьями с завернутыми краями, покрытыми густым войлоком волосков, отчего растение кажется серым. В самую сильную жару эти листья также опадают, и растение пребывает полностью в безлистном состоянии. С началом дождей растение зацветает, образуя мелкие открывающиеся и более крупные клейстогамные цветки с отогнутыми вниз цветоножками.

*Солнцецвет иволистный* (H. salicifolium) и другие однолетние виды этого рода, произрастающие в степях и пустынях Старого Света, — эфемеры. Они успевают пройти весь цикл развития — от прорастания семян до их созревания — всего за несколько недель, до наступления летней жары и засухи.

Ладанниковые цветут и плодоносят очень обильно. Цветки, обычно крупные и ярко окрашенные, с многочисленными тычинками, лишены запаха и нектара. Обильно образующаяся пыльца привлекает насекомых-опылителей. Одновременное раскрывание множества цветков у растений, произрастающих обычно большими группами, компенсирует эфемерность цветков. Они открываются, как правило, утром в солнечный день всего лишь на несколько часов и к середине дня теряют лепестки. Наиболее эффективными опылителями являются пчелы и шмели; кроме них, цветки посещают часто также мухи, журчалки, трипсы и жуки. Любопытна способность тычиночных нитей многих ладанниковых реагировать на раздражение. При изгибании основания тычиночной нити в сторону завязи нити изгибаются наружу и через 1—5 с переходят из почти вертикального положения, которое они занимают в раскрывающемся цветке, в горизонтальное, прилегая к лепесткам и открывая рыльце, до сих пор окруженное тычинками. Приблизительно через 15 с они возвращаются в свое первоначальное положение. Насекомое, собирая пыльцу и изгибая основания тычиночных нитей в различных направлениях, вызывает их движение наружу, благодаря чему рыльце оказывается открытым и легко доступным. Если насекомое садится на такой цветок, оно приходит в контакт с рыльцем, оставляя на нем принесенную пыльцу.

При опадении лепестков чашелистики тотчас плотно смыкаются вокруг тычинок и гинецея, прижимая пыльники к рыльцу. Если цветок остался не опыленным, в нем при закрывании может произойти самоопыление. Спонтанное самоопыление, однако, исключено у видов с длинными столбиками.

Некоторые виды ладанниковых образуют наряду с хазмогамными и клейстогамные цветки. Пыльники прилипают друг к другу и приклеиваются к рыльцу при цветении, оставаясь нередко и на плодах. Они раскрываются разрывом стенок, прилегающих к рыльцу. Коробочки мельче и содержат меньше семян.

При плодоношении цветоножки часто отгибаются вниз и из висячих, качающихся, широко раскрытых коробочек вытряхиваются многочисленные мелкие семена. Большинство их остается вблизи материнского растения. Семена же некоторых видов ладанника далеко разносятся ветром. У *фуманы лежачей* (Fumana procumbens) коробочки остаются закрытыми, удерживая внутри семена, и опадают вместе с плодоножками, отчленяющимися в основании. Семена ряда видов ладанника, солнцецвета и фуманы распространяются муравьями.

При увлажнении семена некоторых ладанниковых ослизняются и разбухают. Особенно обильное выделение слизи наблюдается у пустынных видов солнцецвета и фуманы. При высыхании слизь прочно приклеивает семена к опоре, облегчает проникновение корешка

в почву, а также способствует распространению семян мелкими животными.

Для корней ладанниковых характерна микориза.

Семейство ладанниковых подразделяется на 3 трибы. Подавляющее большинство родов относится к трибе ладанниковых (Cisteae). Небольшие американские роды гудзония и лехея, заметно отличающиеся от европейских представителей семейства, выделяются соответственно в трибы гудзониевых (Hudsonieae) и лехидиевых (Lechidieae).

Солнцецвет, или нежник,— самый обширный род семейства — насчитывает, вероятно, более 100 видов полукустарников, редко кустарников или же многолетних и однолетних трав, образующих многочисленные, хорошо заметные цветки с обычно желтыми или реже белыми или красными лепестками. Они раскрываются при ясной солнечной погоде, обращены к солнцу и нередко поворачиваются вслед за солнцем, и потому, наверное, это растение и получило свое название (от греч. helios — солнце и anthos — цветок).

Род ладанник (около 20 видов) распространен от Канарских островов через все Средиземноморье до Южного Крыма, Западного Закавказья и Ирана. Подавляющее большинство видов сосредоточено на юге Пиренейского полуострова и в Марокко. Виды ладанника — невысокие, обильно опушенные кустарники, редко полукустарники. Благодаря привлекательным цветкам с нежными белыми, розовыми или пурпурными лепестками, удивительно напоминающими цветки шиповника, это растение обычно называют «скальной розой».

Железистые волоски листьев и молодых побегов видов *ладанника крымского* (Cistus tauricus, см. табл. 6) и ладанника ладаноносного выделяют ароматическую смолу, известную под названием ладан (лат. ladanum, греч. ladanon). Она высоко ценилась древнегреческими врачами при лечении многих болезней. В настоящее время ладан применяют лишь в парфюмерии, а на Востоке и в Египте — для ароматических курений и как профилактическое средство против чумы. Некоторые виды ладанниковых известны как лекарственные растения.

## СЕМЕЙСТВО ТЁРНЕРОВЫЕ (TURNERACEAE)

Тесно связанное со страстоцветными небольшое семейство тёрнеровых насчитывает 8—9 родов и, вероятно, немногим более 100 видов. Наиболее широко оно представлено в тропических и субтропических областях Америки и Африки. Небольшое число видов — представители двух родов — встречается также на Мадагаскаре, а монотипный род *матурина* (Mathurina) найден только на одном из островов Индийского океана — на острове Родригес.

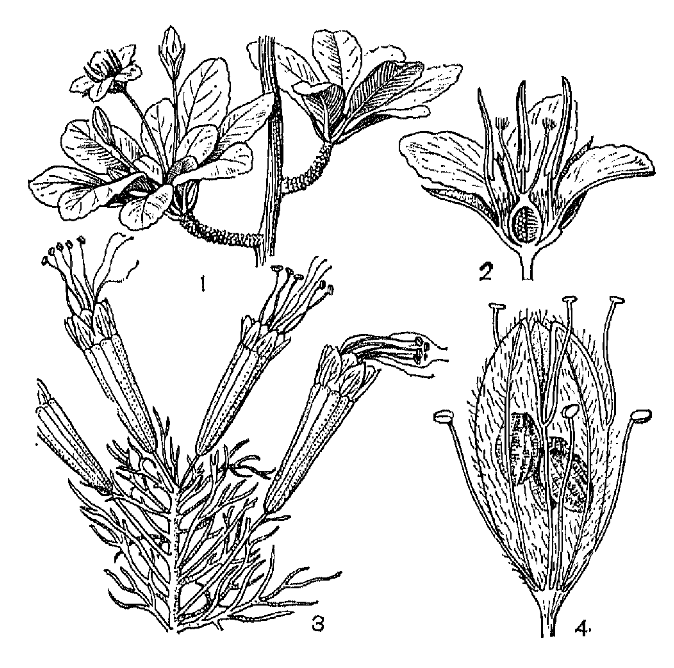


Рис. 23. Тёрнеровые и мальзербиевые.
Тёрнера Бернера (Turnera berneriana): *1* — ветвь с цветками; *2* — продольный разрез цветка. Мальзербия тонколистная (Malesherbia tenuifolia): *3* — цветущая ветвь. Мальзербия тальтальская (M. taltalina): *4* — плод.

Большинство тёрнеровых — травы или кустарники с очередными, цельными или лопастными листьями, реже встречаются деревья. Членики сосудов с простой или простой и лестничной перфорацией. В основании листьев или на маленьких прилистниках, когда таковые имеются, часто находятся две небольшие нектарные желёзки. Одиночные или собранные в соцветия, ярко окрашенные, от белых до желто-оранжевых и даже алых или голубых, и, как правило, актиноморфные и обоеполые цветки расположены в пазухах листьев (рис. 23). Иногда цветоножка прирастает к черешку, как это имеет место у некоторых *тёрнер* (Turnera). К пятичленной, часто сросшейся при основании в трубку, зубчатой чашечке прикрепляется пять свободных и более или менее ноготковидных лепестков с нектарничками на внутренней стороне и такое же количество свободных и часто различных по длине тычинок. У *пирикеты* (Piriqueta) и *эрблихии* (Erblichia) внутри цветочной трубки (гипантия) находится коронка. У остальных видов ее нет. Двугнездные пыльники раскрываются во время цветения внутренней продольной щелью. Эллипсоидальные пыльцевые зерна с тремя бороздами. Гинецей состоит из трех плодолистиков со свободными, иногда опушенными столбиками, закан-

чивающимися бахромчатыми рыльцами. Верхняя завязь несет многочисленные семязачатки. Развивающийся из завязи плод представляет собой линейную, овальную или шаровидную, одногнездную коробочку, раскрывающуюся тремя створками и часто внешне напоминающую стручок крестоцветных, например у *вормшельдии* (Wormskioldia). Семена с большим, прямым или слегка согнутым зародышем и мясистым эндоспермом снабжены цельным или рассеченным ариллусом. У островного монотипного рода матурина крохотные семена с ариллусом в виде многочисленных, длинных и тонких, нитевидных волосков, во много раз превышающих по длине само семя, переносятся ветром на значительные расстояния. У других тёрнеровых семена нередко распространяются муравьями, поедающими их мясистый ариллус как у *лоевии танаской* (Loewia tanaensis) (см. рис. 16, *3*).

Характерной чертой этого семейства является наличие семян с бросающейся в глаза сетчато-ямчатой поверхностью, разнообразие волосков, покрывающих все части растения. Последние могут быть как одноклеточными самых различных размеров и формы, так и многоклеточными — желтовато-белыми сосочками, подобные которым мы находим на плодах представителей рода *рубус* (Rubus).

Экологическая амплитуда тёрнеровых довольно широкая. Встречаются они и на морских побережьях, опускаясь в низинах до —25 м ниже уровня моря, и на горных склонах, поднимаясь до 2500 м над уровнем моря. Растут они на сухих песчаных местах и по лесистым берегам рек и озер (озеро Виктория), на открытых пространствах и в зарослях кустарников, на лесистых пастбищах и лугах, в горных лесах и на выходах пород, на железняках. Нередко сорничают вдоль дорог и в культурных посевах. Очень часто встречаются в зарослях акации (Acacia formicarum).

Большинство тёрнеровых обладает гетеростильными цветками и опыляется насекомыми. Распустившиеся на восходе цветки к вечеру уже увядают. В течение дня они интенсивно выделяют нектар и привлекают им и яркой окраской околоцветника множество насекомых. В тех случаях, когда перекрестное опыление по каким-либо причинам не произошло, у растений с одинаковыми по длине тычинками или частично гетеростильными нередко происходит самоопыление: увядая околоцветник прижимает пыльники к рыльцам цветка. У некоторых тёрнеровых цветение, несмотря на эфемерность отдельных цветков, довольно длительно. Так, у тропических южноафриканских родов вормшельдии и *стрептопеталум* (Streptopetalum) оно не только захватывает весь дождливый период, но и длится после его окончания. Это, вероятно, можно объяснить вторичным цветением, следующим без перерыва за первичным.

Самый многочисленный род семейства, насчитывающий более 60 видов, был назван Карлом Линнеем в честь известного английского ученого XVI в., врача и ботаника — Уильяма Тёрнера (William Turner). Некоторые виды тёрнер весьма декоративны и могут быть рекомендованы для ввода в культуру. Красиво выглядят на рабатках пышноцветущие разновидности *тёрнеры ильмолистной* (T. ulmifolia, см. табл. 5). Декоративны представители и других родов. Так, прекрасным украшением альпийских горок может стать розеточная форма *вормшельдии короткостебельчатой* (W. brevicaulus) с ярко-желтыми или оранжевыми, довольно крупными цветками, собранными по нескольку штук в соцветие, возвышающееся над розеткой прикорневых листьев.

Практическое значение имеют только представители рода тёрнера. Так, листья маленького кустарничка *тёрнеры раскидистой* (T. diffusa) импортируют в США и используют там для приготовления различных медикаментов. Используют их также как суррогат китайского чая и добавляют в ликеры для ароматизации.

## СЕМЕЙСТВО МАЛЬЗЕРБИЕВЫЕ (MALESHERBIACEAE)

Это небольшое семейство, представленное тремя десятками видов, относимых к двум близким родам, непосредственно примыкает к предыдущему, отличаясь от него главным образом наличием короны, характером прикрепления столбиков и отсутствием ариллуса.

Мальзербиевые — обычно густо опушенные полукустарники и травы. Распространены они в аридных областях южноамериканских Анд, большинство видов — в северной части, остальные встречаются в Перу и Аргентине.

В отличие от страстоцветных, к которым близки мальзербиевые, их очередные, простые или перистолопастные листья лишены прилистников. Сосуды древесины состоят из члеников с простой перфорацией. Актиноморфные, обоеполые цветки собраны в кистевидные или метельчатые соцветия, реже — в пучки. Трубчатая или колокольчатая чашечка, прямая или несколько изогнутая, состоит из 5 чашелистиков. Лепестки створчатые, как и чашелистики, и равные им количеством, часто ярко окрашены: белые, желтые, красные и даже голубые или фиолетовые. Часто чашелистики также ярко окрашены или же ярко-зеленые и зеленовато-фиолетовые. Внутри околоцветника находится, как правило, пленчатая корона и одногнездная, поднятая на андрогинофоре, завязь с многочисленными анатропными семяпочками.

Гинецей, состоящий из 3—4 плодолистиков, заканчивается свободными столбиками. Пять тычинок с продольно внутрь раскрывающимися пыльниками прикреплены к основанию или верхушке завязи (рис. 16, *2*). Пыльцевые зерна трехбороздные. Цветут мальзербиевые в мае — апреле. Их ярко окрашенные цветки опыляются, по-видимому, насекомыми (хотя точных сведений нет): на это указывают яркая окраска и поднятые на гинофоре тычинки и завязь. Развивающийся после оплодотворения плод-коробочка остается завернутым в неопадающую чашечку. Многочисленные семена с прямым зародышем и мясистым эндоспермом покрыты характерной для мальзербиевых сетчато-ямчатой оболочкой.

Встречаются мальзербиевые среди пустынной кустарниковой растительности, растут они и на глинистой и каменистой почве, часто поднимаясь по горным склонам до высоты 3750 м над уровнем моря.

К типовому роду *мальзербия* (Malesherbia), названному по имени известного французского государственного деятеля и философа XVIII в. К. Г. де Мальзерба (Ch. G. Malesherbes), относится около 25 видов (рис. 23).

**СЕМЕЙСТВО КАРИКОВЫЕ, ИЛИ ПАПАЙЕВЫЕ (CARICACEAE)**

Семейство кариковых состоит из четырех родов и около 30 видов, которые произрастают главным образом в тропических и субтропических областях Америки от Мексики до Чили и Аргентины, с немногими представителями в тропической Западной Африке.

Кариковые большей частью крупные неразветвленные или слабо разветвленные древовидные растения с мягкой древесиной, несущие верхушечный пучок длинночерешковых, очередных, пальчаторазедельных, рассеченных или выемчатых листьев, реже — травы, как мексиканский род *харилла* (Jarilla). Соцветия пазушные, состоящие из мелких бледных пятичленных актиноморфных и обычно однополых цветков, чаще со сростнолепестным венчиком и сростнолистной маленькой чашечкой. Тычинок 10 в двух кругах, реже 5 или менее. Гинецей обычно из 5 плодолистиков, со свободными столбиками. Завязь верхняя, одногнездная или в результате срастания интрузивных постенных плацент 5-гнездная, с многочисленными семязачатками на каждой плаценте. Плоды по строению очень похожи на плоды тыквенных (тыквинообразные). Они, как правило, обладают сочной мякотью, окружающей многочисленные некрупные семена с прямым зародышем, мясистым эндоспермом и твердой семенной кожурой. Растения во всех органах содержат разветвленные млечные трубки, заполненные беловатым млечным соком, или латексом.

Наиболее известным родом является род *карика* (Carica). К нему относится более 20 видов, произрастающих преимущественно в Южной и Центральной Америке. Самым известным из всех видов рода, самым распространенным и имеющим наибольшее хозяйственное значение, является *папайя*, или *«дынное дерево»* (С. papaya, рис. 24, табл. 7),— одно из популярнейших культурных растений тропиков и более теплых районов субтропиков. Культура дынного дерева уходит в глубь веков так далеко, что даже неизвестен его дикий предок. Предполагают, что происхождение данного вида гибридное. Вероятно, он произошел от нескольких других видов. Считается, что папайя родом из Центральной Америки и Южной Мексики.

Папайя представляет собой очень своеобразную жизненную форму, мало похожую на обычные древесные растения. Его сбежистый цилиндрический пальмовидный ствол не одревесневает, как стволы настоящих деревьев. Поэтому папайя очень быстро растет, достигая к 3—5 годам в высоту 4—6 м. У молодых растений сердцевина ствола заполнена мягкой рыхлой тканью, а с возрастом ствол становится пустотелым. Своей прочностью он обязан главным образом коре, состоящей из переплетений таких крепких и толстостенных волокон, что из них делают веревки и канаты.

Папайя являются одним из самых раноплодоносных деревьев. При посеве в декабре первое цветение может произойти в ноябре следующего года. В наиболее жарких районах культуры, например в Индонезии, растения некоторых сортов образуют первые цветки уже в трехмесячном возрасте. Но в то же время оно очень недолговечно и даже при хорошем уходе может прожить не более 5 лет. Но поскольку растения дают наибольший урожай только до трех — пятилетнего возраста, то его недолговечность не имеет значения.

У папайи обнаружено пять различных типов цветков. Имеются типично женские цветки с несросшимися лепестками, у которых развит только гинецей из 5 плодолистиков и с 3 рыльцами. Тычинок нет совсем. Мужские цветки много мельче женских, наполовину сростнолепестные, с длинной тонкой трубкой венчика, в которой помещаются 10 хорошо развитых тычинок. Гинецей у них рудиментарный и совершенно не функционирует. Цветки третьего типа — обоеполые; у них одинаково хорошо развиты и тычинки, в числе 5, и гинецей. Цветки остальных двух типов являются в разной степени переходными от обоеполых к типично мужским. В разных цветках этих типов тычи-

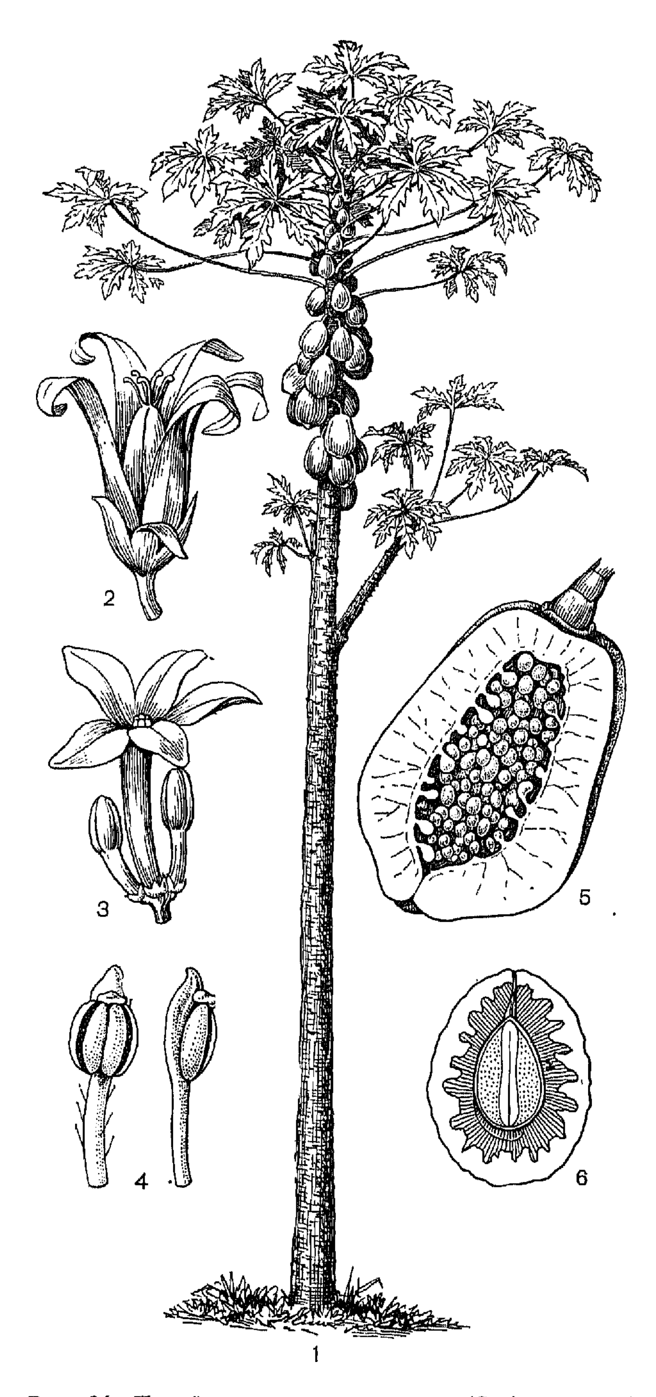



Рис. 24. Папайя, или дынное дерево (Carica papaya):
1 — общий вид растения; 2 — женский цветок; 3 — мужской цветок; 4 — тычинки; 5 — продольный разрез плода; 6 — продольный разрез семени.

нок насчитывается от 2 до 10, а гинецей может быть или недоразвитым, или нормально развитым.

На плантациях дынного дерева какая-то часть особей является однодомными растениями с обоеполыми цветками всех трех типов. Большинство же деревьев развивает преимущественно женские или мужские цветки. Мужские деревья характеризуются длинными (до метра) висячими, многоцветковыми соцветиями, состоящими почти исключительно из мужских цветков. У обоеполых деревьев цветки собраны в малоцветковые соцветия. У женских деревьев наблюдается каулифлория; группа из 5—6 женских цветков или одиночные цветки на очень коротких цветоножках густо облепляют всю верхнюю часть ствола, а у некоторых низкорослых сортов спускаются по стволу до его нижней половины. У таких особей зрелые плоды висят на дереве иногда так низко, что едва не касаются земли.

Папайя в основном перекрестноопыляемое растение. В зависимости от погоды ее цветки могут опыляться то ветром, то насекомыми. В ветреные дни над мужскими деревьями поднимается облачко легчайшей пыльцы, которая рассеивается по всей плантации, оседая на рыльцах женских цветков. Наоборот, в тихую ясную погоду цветки охотно посещают различные насекомые, привлеченные их тонким ароматом. У некоторых деревьев с обоеполыми цветками иногда наблюдается самоопыление: и тычинки и рыльца таких цветков созревают еще до раскрытия лепестков. Созревшая пыльца внутри закрытого бутона падает на влажное рыльце и тут же начинает прорастать. Таким образом, цветок раскрывается, уже будучи оплодотворенным.

После опыления и оплодотворения завязываются плоды. В соответствующих климатических условиях на большой плантации можно так отрегулировать сроки цветения и плодоношения разных особей, что урожай плодов будет поступать почти круглый год. Плод хорошо опыленного цветка содержит 300—700 жизнеспособных семян, легко отделяющихся от мякоти плода. Обычно растение размножается семенами.

В настоящее время насчитывается свыше тысячи сортов папайи. Почти в каждой стране, где она произрастает, имеются свои формы и сорта. Известно много сортов этого растения, отличающихся не только внешним видом и величиной плодов, но также их вкусом. Плоды дынного дерева полезны и питательны. Во многих тропических и субтропических странах плоды папайи охотно едят за утренним завтраком, а также употребляют для салатов, пирогов, щербетов, соков и кондитерских изделий. Химический состав их мякоти близок к дыне. В плодах содержится папаин, представляющий собой растительный протеолитический фермент класса гидролаз, по своему физиологическому действию похожий на желудочный сок. Поэтому плоды папайи пользуются большим вниманием

как диетический продукт, способствующий пищеварению. Папаин входит в состав белого млечного сока (латекса), заключенного в микроскопические членистые млечные трубки, пронизывающие насквозь весь плод. Особенно много млечного сока в корке незрелых плодов, откуда его и добывают. Для этого зеленые плоды надрезают, млечный сок медленно вытекает на поверхность плода и на воздухе постепенно загустевает. Свежий млечный сок, содержащий, кроме папаина, различные алкалоиды, глюкозиды и еще ряд других веществ, очень ядовит. При созревании плода млечный сок из белого становится водянистым и теряет свои ядовитые свойства. Способность папаина растворять белки широко используют при размягчении жесткого мяса. Для этой цели в тропических странах принято добавлять мелкие кусочки плода в супы и жаркое. В том же качестве папаин используют в пищевой промышленности некоторых стран. Например, в США ежегодно выпускают около миллиона порций бифштексов, обработанных этим ферментом.

Возможность использования папайи весьма обширна. В настоящее время известно до 100 различных продуктов и препаратов из дынного дерева и все его части находят применение. Невидимые глазу млечные трубки, заполненные латексом, содержащим папаин, имеются не только в плодах, но и в листьях, и в стебле. Самое жесткое мясо, завернутое в листья, через несколько часов становится мягким. Во Флориде местное население употребляет листья папайи также для стирки белья, поэтому здесь растение зовут «негритянским мылом». Высушенный млечный сок в ряде стран используют для лечения желудочных заболеваний и экземы. Бо́льшая же его часть поступает в переработку для получения из него чистого папаина, хемопапаина, пептидазы и некоторых других препаратов. Папаин используют при осветлении пива и ароматизации сыра, а также в медицине. Его применяют внутрь при гастрите, в качестве антикоагулянта крови для лечения тромбозов, а наружно — при ожогах; в косметике — для удаления веснушек и укрепления волос.

В настоящее время в СССР на Черноморском побережье Кавказа пытаются выращивать папайю в открытом грунте, однако приходится тщательно защищать растения от зимних холодов.

Некоторые другие виды рода карика также дают вполне съедобные плоды сравнительно хорошего качества и плоды, содержащие достаточное количество папаина. Особенно интересны виды, произрастающие на высокогорьях Центральной и Южной Америки, в субтропиках Боливии, Уругвая, Аргентины и Чили. Эти виды выносят без вреда для себя зимние морозы до —3, —7 и даже до —10 °С. В Андах Колумбии и Эквадора на больших высотах дико произрастает, а также культивируется во многих тропических странах *карика горная* (C. candamarcensis). Желто-оранжевые плоды этого низкорослого растения, достигающие в поперечнике 10—12 см, ароматны, но не обладают хорошим вкусом; их можно употреблять в пищу только вареными, как картофель. Распространенная в Перу *карика беловатая* (C. candicans) у себя на родине находит такое же применение, как и дынное дерево, однако с менее вкусными плодами.

Особый интерес в смысле возможности культуры на Черноморском побережье Кавказа представляет *карика дуболистная* (C. quercifolia). Ее культура возможна в тепло-умеренной зоне. Крупные листья этого листопадного растения по очертаниям несколько напоминают листья дуба. Карика дуболистная — двудомное растение. Съедобны также плоды *карики однодомной* (C. monoica) и некоторые другие. Однако их редко употребляют в свежем виде, так как они не обладают хорошим вкусом. Их жарят или отваривают как овощи.

Представители 6 видов американо-африканского рода *жакаратия* (Jacaratia) по внешнему виду очень похожи на представителей рода карика. Это невысокие, но стройные древовидные растения с волокнистой корой; их крона слегка ветвистая, состоящая из колючих ветвей, которые несут крупные длинночерешковые пальчатые листья.

Цветки жакаратий по строению напоминают цветки карик. Различие состоит лишь в том, что у первых лепестки лежат над чашелистиками, а у вторых — чередуются с ними. Цветки двудомные; мужские — длиннотрубчатые, с короткими сросшимися тычиночными нитями. У женских цветков лепестки в верхней части свободные; завязь состоит из 5 плодолистиков, семяпочки в ней располагаются постенно. Плоды ягодообразные, с рыхлой мякотью, заключающей в себе многочисленные семена, окруженные морщинисто-шероховатой семенной кожурой. Некоторых представителей данного рода культивируют в Америке у домов, однако их плоды малосъедобны.

## СЕМЕЙСТВО ТЫКВЕННЫЕ (CUCURBITACEAE)

Это семейство насчитывает 130 родов и около 900 видов, произрастающих преимущественно в тропических и субтропических районах от влажнотропических лесов до пустынь. Особенно богата дикорастущими тыквенными Африка, а также Азия и Америка. В умеренных широтах представителей данного семейства сравнительно мало.

Тыквенные — однолетние или многолетние, вьющиеся или стелющиеся травы, реже кустарники, с очередными, пальчато- или перистолопастными (реже раздельными) или простыми листьями. Большинство представителей семейства снабжены усиками, представляющими собой видоизмененные побеги. Цветки обычно однополые, одно- или двудомные, редко обоеполые, актиноморфные, одиночные или собранные в пазушные соцветия — пучки, кисти, метелки, зонтики. Околоцветник вместе с основанием тычиночных нитей образует цветочную трубку, приросшую к завязи; чашечка пятилопастная. Венчик сростнолепестный, пятилопастный или пятираздельный (до рассеченного), желтый или белый, реже зеленоватый или красный. Тычинок 2—3—5, очень редко 2, чаще 5, из них обычно 4 попарно сросшиеся; иногда срастаются все тычиночные нити или пыльники всех тычинок. Гинецей состоит из 3, реже из 5 или 4 плодолистиков; завязь нижняя (иногда полунижняя), чаще трехгнездная, с многочисленными семязачатками в каждом гнезде; столбик с утолщенными мясистыми рыльцами.

Тыквенные в основном насекомоопыляемые растения. Крупные, хорошо развитые нектарники, наполненные очень сладким нектаром, имеют такое строение, что доступны всем желающим. Поэтому цветки тыквенных посещают около 150 видов насекомых. Цветки многих видов не обладают сильным ароматом и привлекают опылителей либо крупными ярко-желтыми венчиками (как у тыквы, арбуза, огурца и др.), либо их лепестки обладают способностью отражать невидимые нашему глазу ультрафиолетовые лучи. Основными опылителями тыквенных являются пчелы (в особенности медоносная пчела) и степные муравьи, а также осы и шмели. Насекомые чаще посещают мужские цветки, так как пыльца служит насекомым отличным кормом; в ней обнаружено более сотни полезных веществ, в том числе белки, жиры и многие витамины.

У подавляющего большинства представителей семейства плоды по своему строению похожи на ягоду, но весьма своеобразные, получившие название «тыквина». Классическим примером подобного типа плода могут служить тыква, арбуз, дыня и огурец. У тыквенных иногда некоторые, наиболее спелые и жизнеспособные семена прорастают внутри плода. В результате, когда перезрелый плод растрескивается, из него вываливаются не только семена, но и вполне развитые проростки, корешки которых быстро внедряются в рыхлую почву и укореняются.

Наиболее современная классификация семейства тыквенных принадлежит английскому ботанику Ч. Джеффри (1980). Согласно этой классификации семейство делится на два подсемейства и 8 триб. Большое подсемейство тыквенные (Cucurbitoideae) содержит 7 триб, включающих 110 родов.

Одним из наиболее примитивных представителей подсемейства тыквенных является род *телфайрия* (Telfairia), относящийся к трибе *жолиффиевые* (Joliffieae). К нему относятся два близких между собой вида, распространенных в Африке и там же культивируемые,— *телфайрия стоповидная* (T. pedata) и *телфайрия западная* (T. occidentalis). Это многолетние лазящие лианы с толстым деревянистым стеблем и трех- — пятилопастными листьями, достигающие в длину 15—20 м. Эффектные одиночные пурпурные женские цветки с длиннобахромчатым краем лепестков сильно отличаются от более мелких мужских цветков, собранных в кистевидные соцветия. Зеленые плоды достигают в длину 60—70 см и массы 20—25 кг. Плод делится на девять продольных сегментов, в каждом из которых, плотно прижатые друг к другу, лежат красные сплющенные крупные семена. Жирные сладковатые семена по вкусу напоминают миндаль, и их широко употребляют в пищу. Из семян извлекают пищевое масло, похожее на оливковое, а жмых является отличным кормом для скота. Мякоть плодов отваривают и жарят, как тыкву.

К этой же трибе относятся роды *момордика* (Momordica) и *тладианта* (Thladiantha). Палеотропический род момордика включает около 45 видов, большинство из которых — однолетние вьющиеся лианы с тонким стеблем и длинночерешковыми листьями, культивируемые в тропических странах Азии. Примером может служить *момордика харантия* (M. charantia, табл. 8). У момордики имеются приспособления для защиты своих недозревших семян от внешних врагов. До полного созревания семян все зеленые части растения усеяны микроскопическими «взрывными волосками». На крохотной ножке сидит шаровидная головка, заполненная едкими веществами. Стоит только чуть прикоснуться к растению, как головки потревоженных волосков со взрывом отделяются от ножки и вязкая жидкость выбрызгивается наружу, вызывая жжение незащищенной кожи, в особенности слизистых оболочек рта, носа и глаз. Темно-красные плоды момордики (см. табл. 7) растрескиваются на верхушке тремя створками. Они содержат крупные плоские семена, заключенные в оранжевый ариллус, богатый крахмалом и каротиноидами. Семена, выброшенные растением, хорошо заметны муравьям, которые растаскивают их дальше. Если ариллус не успеют съесть муравьи, то зародыш прорастающего семени использует этот крахмал как питательное ве-

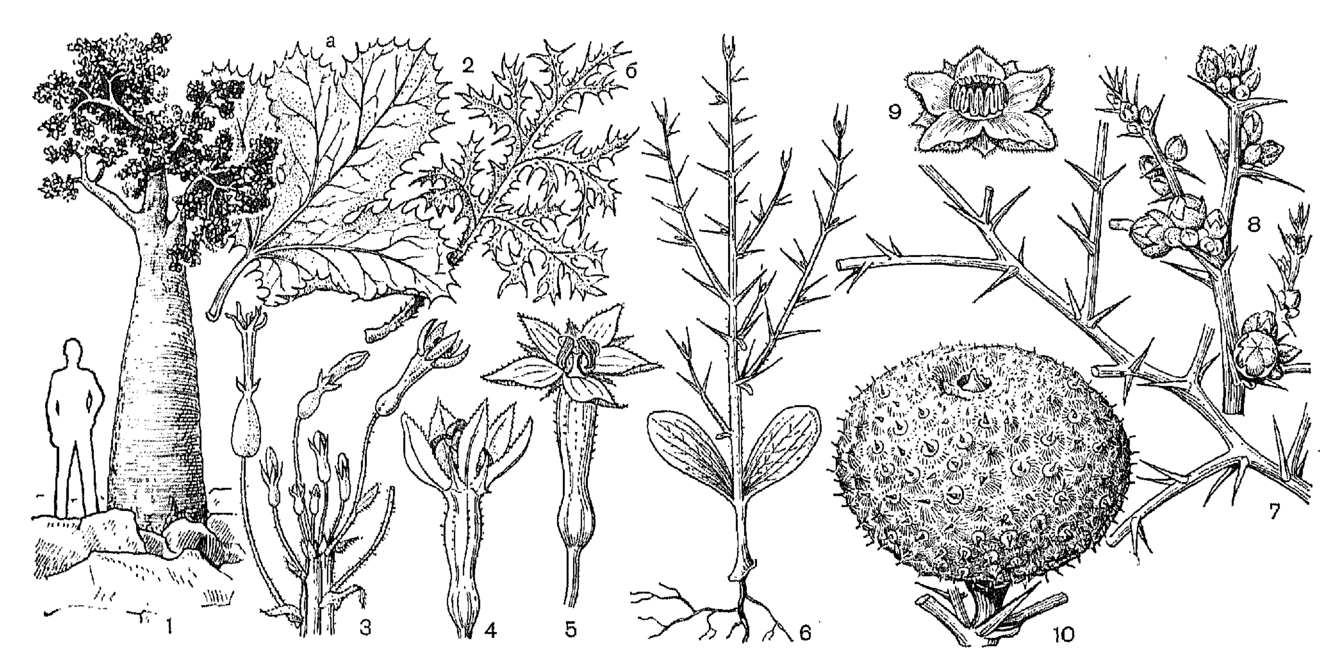



Рис. 25. Тыквенные.

Дендросициос сокотранский (Dendrosicyos socotranus): *1* — общий вид растения; *2* — листья (*а* — нижние, *б* — верхние); *3* — соцветие; *4* — мужской цветок; *5* — женский цветок. Акантосициос ощетиненный (Acanthosicyos horridus): *6* — проросток с семядольными листьями; *7* — ветвь взрослого растения; *8* — соцветие; *9* — цветок; *10* — плод.

щество для своего роста и развития. Мясистые плоды момордики ценят как овощ в вареном, жареном и маринованном виде. Съедобны также клубни, молодые побеги и листья.

В роде тладианта насчитывается около 15 видов, произрастающих в Восточной и Юго-Восточной Азии. Один из видов — *тладианта сомнительная* (T. dubia) — встречается у нас на Дальнем Востоке, в Южном Приморье. Это многолетнее травянистое лазящее двудомное растение. Стебли оттопыренно-волосистые, с сердцевидными цельнокрайными, с внешней стороны войлочными листьями. Жизнь тладианты сомнительной тесно связана с ее опылителем — крохотной дикой пчелкой из рода ктеноплектра (Ctenoplectra). Насекомое с вечера забирается в раскрывающийся бутон мужского цветка. Переночевав в тепле, пчелка на следующее утро перелетает к женскому цветку и оставляет принесенную пыльцу на его рыльце. Интересно, что эта пчелка никогда не посещает бахчевые культуры. Наоборот, домашние пчелы, а также шмели и осы, опыляющие огурцы, дыню и тыкву, не замечают цветков тладианты. Видимо, это обстоятельство и привело к тому, что у тладианты над семенным размножением преобладает вегетативное. На каждом низко нависающем над землей участке надземного побега и на всех подземных побегах формируется цепочка клубней. Так как из каждого клубня следующей весной вытягивается новый побег и под землей снова вырастают соединенные в виде цепочки клубни, то растение в течение нескольких лет занимает довольно большую площадь (до 10—12 м²), образуя густую и быстро увеличивающуюся в объеме группу. Плоды, размером и формой похожие на мелкие огурцы, к концу сентября краснеют, становятся мягкими и очень сладкими. В мякоти заключено 40—100 темных семян с твердой кожурой. Растет тладианта сомнительная по прибрежным лугам, среди кустарников, на рыхлых песчаных отложениях морских побережий, а также как сорное в садах и огородах.

К другой трибе (трибе бенинказовые — Benincaseae) относятся роды *акантосициос* (Acanthosicyos, 2 вида), *бешеный огурец* (Ecballium, монотипный род), арбуз (Citrullus) и другие.

Акантосициос — типичное пустынное растение с усиками, превращенными в колючки и с толстым, иногда очень длинным корнем. *Акантосициос ощетиненный* (A. horridus, рис. 25, *6—10*) произрастает в сухих песчаных пустынях Юго-Западной Африки на побережье Атлантического океана и по берегам впадающих в него рек. Это невысокое безлистное растение наделено всеми чертами типичного ксерофита, имея целый ряд биологических приспособлений, позволяющих ему обитать в крайне суровых условиях существования. Утолщенный деревяни-

стый корень акантосициоса достигает очень большой длины, иногда до 12 м. В дождливый сезон его многолетние веретенообразные клубни запасают большие количества воды, которая постепенно расходуется во время засухи. Сизый густоволосистый стебель акантосициоса покрыт крупными острыми растопыренными во все стороны колючками, а листья превратились в мельчайшие чешуйки. Все растение деревянистое, твердое, будто каменное. Даже чашелистики мелких сидячих цветков и те твердые, а бледно-желтые лепестки кожистые. Густые заросли акантосициоса, обычно встречающиеся на сухих песчаных дюнах, можно сравнить с сетями, которые улавливают гонимый ветром песок и таким образом противостоят его передвижению. В результате от подвижных песков кустарник не страдает. Плотная желто-малиновая мякоть плодов акантосициоса обладает кисло-сладким вкусом и превосходным ароматом. Поэтому плоды широко употребляют в пищу, и у местных жителей они считаются деликатесом. Так же охотно плоды поедают шакалы и гиены (на десерт, после сытного мясного блюда), таким образом распространяющие на далекие расстояния крупные, покрытые твердой оболочкой семена. Второй вид этого рода — *акантосициос Нодена* (A. naudinianus) — иногда включается в род *арбуз* (Citrullus). У этого двудомного растения, произрастающего в пустынях Южной Африки, околоплодник снимается, как у апельсина, обнажая съедобную кисло-сладкую мякоть.

*Бешеный огурец обыкновенный* (E. elaterim) произрастает на Азорских островах, в Средиземноморье, в Малой Азии, а также на юге европейской части СССР, в Крыму и на Кавказе, преимущественно по берегу моря, на легких песчанистых почвах или как сорное близ жилья. Это крупный травянистый многолетник с утолщенным, мясистым корнем, шероховатыми короткими стеблями без усиков и крупными жестко опушенными лопастными листьями. Яркие желтые цветки одиночные или собраны небольшими группами. Колючие зеленоватые плоды напоминают маленькие огурчики. Это растение не напрасно называют «бешеный огурец»: к моменту созревания плодов в них возникает колоссальное гидростатическое давление (почти 6 атмосфер). Даже легкое прикосновение к созревшему плоду вызывает потрясающий эффект. Бешеный огурец стреляет по принципу пистолета-распылителя. В одно мгновение огурец отрывается от плодоножки, а из образовавшегося в основании плода отверстия выбрасывается сильная струя клейкой слизи, увлекающей за собой семена. При таком «артиллерийском обстреле» семена выбрасываются растением на расстояние более 12 м. Шерсть животного, потревожившего заросли бешеного огурца, моментально оказывается облепленной окруженными слизью семенами. Слизь постепенно высыхает, и семена одно за другим отваливаются, распространяясь таким образом на дальние расстояния.

В народной медицине и гомеопатии применяют сок недозревших плодов. Большие дозы сока плодов могут вызвать серьезное отравление.

Из других родов этой же трибы нужно упомянуть прежде всего *арбуз* (Citrullus). Это однолетние или многолетние опушенные стелющиеся травы с рассеченными листьями. Цветки крупные, одиночные, однополые или обоеполые; чашелистики и лепестки их срастаются при основании. Венчик желтый, тычинок 5. Рыльце трехлопастное, завязь трехгнездная. Плод — многосемянная сочная тыквина с плоскими семенами. Арбуз распространен в тропических и субтропических областях земного шара. Род насчитывает 3 вида: *арбуз съедобный* (C. lanatus), *колоцинт* (C. colocynthis), *арбуз безусиковый* (C. ecirrhosus).

Современный естественный ареал арбуза съедобного охватывает Юго-Западную Африку. По свидетельству многих авторов, огромные пространства южноафриканской пустыни Калахари, от Оранжевой реки на юге до озера Нгами на севере и от 24° восточной долготы вплоть до западного океанского побережья в особо дождливые годы покрыты почти сплошными зарослями арбузов. Среди жестких невзрачных пустынных растений резко выделяются зеленые сочные пятна ползучих, прижатых к земле плетей дикорастущих арбузов. Жестко опушенные листья отдельной особи покрывают площадь до 20 м$^2$.

Ко времени созревания плодов плодоножки засыхают. Мелкие круглые плоды, гонимые ливневыми потоками или ветрами, перекатываются на далекие расстояния. В пути арбузы растрескиваются или их разгрызают животные. При этом сок увлажняет почву, на которую попадают семена, окруженные клейкой слизью, и плотно к ней приклеиваются. При выпадении обильного дождя семена быстро прорастают прямо на поверхности рыхлой песчаной почвы. Чем больше дождей выпадает в данном районе, тем обильнее здесь урожай арбузов. В некоторых труднодоступных районах Калахари эти арбузы являются для путников почти единственным источником влаги. Но, как уже издавна было замечено местными жителями, не все из этих арбузов съедобны. Некоторые из них оказываются горькими. Обе формы растут вперемежку.

Родоначальником культурного столового арбуза явилась сладкая форма дикорастущего

африканского предка. Культура арбуза началась в Африке с древнейших времен, перешла в Малую Азию, на Кавказ и в Среднюю Азию. В XIII в. арбуз был занесен в Астрахань и распространился по югу России. В процессе многовекового искусственного отбора получено огромное количество разных сортов.

Другим интересным видом рода арбуз является *колоцинт* (C. colocynthis, табл. 7). Это многолетнее жестко опушенное ползучее травянистое растение с треугольными, глубоко перисторассеченными листьями — обитатель полупустынных и пустынных областей Канарских островов, Северной Африки, Испании, Сицилии, Греции, Юго-Западной Азии, Западной и Южной Индии. Мелкие шаровидные плоды колоцинта покрыты восковым налетом; мякоть горькая, несъедобная. Плоды содержат гликозидо-смолу колоцинтин, обладающую сильным слабительным действием. Их издавна используют в медицине многих стран, для чего растения и возделывают.

Ареал арбуза безусикового ограничен районом пустыни Намиб в Юго-Западной Африке. Усики у этого растения совершенно редуцированы.

В эту же трибу, кроме арбуза, входят роды *переступень* (Bryonia), *лагенария*, или *горлянка* (Lagenaria), *бенинказа* (Benincasa) и некоторые другие.

К роду переступень относятся 12 видов, произрастающих на Канарских островах, в Средиземноморье, Европе, Передней и Средней Азии. Эти вьющиеся многолетние высокорослые растения можно встретить на Кавказе и в Средней Азии среди кустарников, на лесных опушках, в оврагах, а также как сорные у изгородей и стен. Усики переступней обладают особенно тонкой чувствительностью к прикосновению твердых предметов, вызывающему их очень быстрый рост и изгиб в сторону раздражителя. За сравнительно короткий срок усики крепко обвивают опору, надежно удерживая на весу тяжелую массу растения. Мелкие невзрачные цветки переступня, собранные в негустые соцветия, почти не выделяются на фоне листьев и весьма слабо пахнут, однако насекомые охотно к ним наведываются, привлеченные ультрафиолетовым рисунком венчика, невидимым нашему глазу. В семействе тыквенных только у представителей этого рода плод — настоящая ягода. Многочисленные мелкие семена переступня покрыты прочной и крепкой броней. Зародыш семени, прошедшего через пищеварительный тракт птицы, остается неповрежденным и способным к прорастанию. Перезревшие ягоды переступня при малейшем прикосновении к ним раздавливаются, и семена приклеиваются слизью к шкуре задевшего их животного, таким образом распространяясь тоже.

Некоторые виды рода являются ядовитыми растениями, некоторые используются в ряде стран как лекарственные. Особенно ядовиты ягоды и корни, содержащие гликозиды брионин и бриониди.

В «Красной книге» среди других исчезающих растений нашей страны приведен *переступень черноплодный* (B. melanocarpa) — редкий эндемичный вид Узбекистана, найденный только в Юго-Восточном Кызылкуме. Это стелющееся по земле плетистое растение у местного населения пользуется большой популярностью как лекарственное и в результате неумеренных заготовок скоро совсем исчезнет с лица земли, если не принять срочные меры по его охране.

Монотипный род *лагенария*, или *горлянка*, *посудная тыква* (Lagenaria), представлен видом *лагенария обыкновенная* (L. siceraria). Это одно из древнейших культурных тыквенных растений, неизвестное в диком виде. Культура получила чрезвычайно широкое распространение на всех континентах. Лагенария — однолетняя ползучая лиана с граненым бороздчатым опушенным стеблем длиной до 15 м и пятиугольными гофрированными листьями, в пазухах которых сидят одиночные мелкие белые трубчатые цветки с колесовидным венчиком. Молодые завязи с рыхлой мякотью, обладающие слегка горьковатым пряным вкусом, употребляют в пищу. У зрелых плодов мякоть высыхает, а коровая оболочка, состоящая из одревесневших элементов и содержащая каменистые клетки, становится чрезвычайно прочной, совершенно водонепроницаемой. Для жителей Индии, Китая, Южной Америки, Африки и островов Океании лагенария по сей день не утратила своего хозяйственного значения и повсеместно используется в качестве сосудов для хранения жидкостей, изготовления кухонной утвари, музыкальных инструментов, игрушек и пр. Из семян извлекают пищевое жирное масло, а из длинных гибких стеблей плетут шляпы и корзины.

Зрелые плоды лагенарии настолько легки, что не тонут в соленой воде и способны долго плавать в океане без повреждений и без потери семенами всхожести. С древних времен, случайно попадая в Атлантический океан, плоды лагенарий, подхватываемые океанскими течениями, совершали плавание от берегов Западной Африки в Бразилию или через Тихий океан попадали из Юго-Восточной Азии в Перу, а оттуда древними жителями Южной и Северной Америки распространялись по всему континенту.

В тропической Азии, а также в странах Латинской Америки и Африки широко распрост-

ранена культура *«восковой тыквы»* (Benincasa hispida). Родиной этого стелющегося однолетнего растения с крупными, напоминающими огуречные листьями является тропическая Азия. Гигантские шарообразные или продолговатые плоды «восковой тыквы», формой похожие на тыкву или дыню, могут достигать в длину 2 м и иметь массу около 35 кг. Плоды покрыты тонкой защитной восковой оболочкой, что способствует их длительному хранению. Воск легко снимается с плодов и во многих тропических странах является товарным продуктом, используемым в медицине и для приготовления свечей. Зрелые плоды с белой, упругой, сочной, слегка сладковатой мякотью, содержащей много пектиновых веществ, употребляют для еды, а также используют в кондитерской промышленности. Недозрелые плоды, как правило, маринуют. Жирное масло, получаемое из семян, находит лекарственное применение и пригодно в пищу.

К трибе тыквенные (Cucurbiteae) относится 12 родов, в том числе род *тыква* (Cucurbita), насчитывающий около 20 видов, дико произрастающих исключительно в Америке. Некоторые из них издавна введены в культуру. К настоящему времени имеется огромное количество сортов пищевых, кормовых и декоративных тыкв. Представители рода — многолетние или однолетние травянистые растения с округлым или граненым стеблем, чаще простертым, иногда лазящим. Например, во влажных тропических лесах Южной Флориды, по берегу озера Окичобе растет крупная многолетняя лиана — *тыква окичобе* (C. okeechobeensis). Ее гибкий стебель, достигающий 50-метровой длины, вползает на высокие деревья и распластывается поверх их крон, вынося свои желтые цветки и лопастные листья к солнечному свету.

Крупные цветки культурной тыквы, образующие глубокую чашу, почти не пропускают внутрь наружного холода. Насекомые эти цветки часто используют в качестве приюта для ночлега. Улетая утром, насекомые уносят приставшую к их телам пыльцу на другие цветки.

Наиболее распространенный в культуре вид — *тыква обыкновенная* (C. pepo), имеющий большое количество сортов. В зрелых плодах накапливается много крахмала, а также сахара — глюкоза, фруктоза, сахароза и раффиноза; найдены пектиновые вещества и щелочные соли; особенно много в тыкве каротина, являющегося провитамином «А». Выведены сорта витаминоносных тыкв, содержащих каротина в 2—3 раза больше, чем морковь. Поэтому тыква является одной из самых перспективных в СССР культур для получения каротина в промышленных масштабах. В культуре распространены также *тыква крупноплодная* (C. maxima) и *тыква мускатная* (C. moschata).

Несколько обособленное положение занимает в трибе тыквенные род *люффа* (Luffa), имеющий много общего со следующей трибой циклантеровые (Cyclanthereae). В роде 5 видов. Некоторые виды, в особенности *люффа цилиндрическая* (L. cylindrica) и *люффа гранистая* (L. acutangula), широко распространены в культуре. Зеленые цилиндрические плоды люффы напоминают крупный огурец. После созревания плод становится сухим, желто-бурым до коричневого, длиной 30—35 см (до 1 м) и в поперечнике 7—20 см. Мезокарп зрелого плода представляет собой густую тонковолокнистую сетку склеренхимных волокон сосудисто-волокнистых пучков, в центральной части заполненную семенами. Этот твердый каркас служит приспособлением для быстрого освобождения семян из зрелого плода после того, как откроется колпачок на его верхушке.

Люффа — древняя культура Индии, Африки и Китая. В СССР возделывают крайне редко, на небольших площадях и только в умеренно теплых районах. Мякоть незрелых плодов крахмалистая и вполне съедобная. Сухие зрелые плоды обрабатывают, удаляя мякоть и освобождая волокнистый скелет. Из этого сырья делают многочисленные предметы хозяйственного обихода — мочалки, туфли, корзины и многое другое. Семена, содержащие жирное масло и некоторые ядовитые вещества, а также листья и корни, используют в медицине.

К трибе циклантеровые (Cyclanthereae) относится 12 родов, произрастающих главным образом в тропическом и субтропическом поясе. У всех представителей этих родов тычиночные нити сросшиеся, плоды колючие, часто вскрывающиеся.

В качестве примера можно привести крупный американский род *эхиноцистис* (Echinocystis), объединяющий около 15 видов, с белыми мелкими однодомными цветками. Одиночные женские и собранные в кисти мужские цветки располагаются в одних и тех же пазухах листьев. Из Северной Америки в Европу был занесен *эхиноцистис шиповатый* (E. echinata), распространившийся впоследствии на юге и в средней полосе европейской части СССР, а также в Уссурийском крае Дальнего Востока. Его можно встретить по берегам рек и озер, в кустарниках, как сорное в садах. Это однолетнее растение с рассеченными листьями обладает чрезвычайно быстрым ростом, за один сезон достигая 10-метровой высоты. Его тонкие, слабые побеги поддерживаются на опорах при помощи крепких ветвящихся усиков, закрученных в крутую сильную спираль, похожую на часовую пружину. Растение может опы-

ляться не только насекомыми, но и ветром. Его ароматные мужские цветки всегда находятся выше женских. Даже при слабом ветре пыльца легко слетает вниз, прямо на вытянутые кверху рыльца женских цветков. Осенью у растения развиваются сизо-зеленые, овальные, шиповатые, крайне своеобразно вскрывающиеся плоды. На верхушке плода имеется крышечка, раскрывающаяся при созревании, отчего семена рассыпаются по сторонам.

Другим интересным родом трибы является *циклантера* (Cyclanthera), включающий около 15 видов. Все они произрастают в Центральной и тропической Южной Америке. Это травянистые вьющиеся растения с опушенным стеблем и пяти- — семилопастными листьями. Желтые, зеленые или белые цветки без нектарников, поэтому растения опыляются в основном ветром. Созревшие плоды внезапно вскрываются двумя клапанами, каждый из которых с силой отгибается назад. В результате семена разбрасываются на довольно значительные расстояния.

Триба сициосовые (Sicyoeae) характеризуется женскими цветками с одногнездной, реже трехгнездной завязью; тычинки мужских цветков сросшиеся, с извилистыми пыльниками. К трибе принадлежат 6 родов, из которых наиболее интересными являются *сициос* (Sicyos) и *чайот* (Sechium).

В род сициос входит около 15 видов, произрастающих на Гавайских островах, в Полинезии, Австралии и тропической Америке. Большинство их — лианообразные однолетние травы с очередными, слегка лопастными или угловатыми тонкими листьями. Один из видов — *сициос угловатый* (S. angulatus) — был занесен из Северной Америки в Россию и в настоящее время встречается в южных районах европейской части СССР как сорное близ жилья. Это вьющееся железистоопушенное растение с тонким бороздчатым стеблем и округло-яйцевидными листьями обладает быстрым ростом и за сезон развивает плети длиной до 6 м. Усики его крайне быстро реагируют на малейшее давление. Сухие колючие односемянные плоды сициоса зацепляются своими клювообразными шипами за шерсть проходящих мимо животных и таким образом разносятся на большие расстояния.

Чайот, или мексиканский огурец, представлен единственным тропическим американским видом — *чайотом съедобным* (S. edule). Он широко культивируется в странах Средиземноморья, Южной Америки, Африки и тропической Азии. Мужские цветки собраны в малоцветковые соцветия, женские одиночные, реже парные. Плоды с одним крупным семенем. У чайота наблюдается «живорождение»: проросток, выросший из семени внутри зрелого плода, прорастает насквозь околоплодник и образует молодой побег с листьями и усиками. Растение бывает связанным с плодом до тех пор, пока не исчерпает всех его питательных веществ. К этому времени плод уже лежит на земле и быстро растущие крепкие корни молодой особи укрепляются в почве.

Использование чайота чрезвычайно разнообразно. Его плоды обладают отличным вкусом. Молодые побеги едят как спаржу. Клубневидные корни, богатые крахмалом, в вареном виде вкусом напоминают картофель. Старые клубни вместе с ботвой служат хорошим кормом для скота. В тропиках одно растение дает до 30 кг и более клубней. Волокнистая часть стебля после обработки превращается в красивую серебристую соломку для плетения шляп и других изделий.

Род схизопепон (Schizopepon), образующий отдельную трибу схизопепоновые (Schizopeponeae), насчитывает всего 5 видов, распространен от Северной Индии до Восточной Азии. *Схизопепон бриониолистный* (S. bryoniifolius) произрастает на южных Курильских островах, в Уссурийском крае, на Сахалине, в Японии, на Корейском полуострове и в Китае.

Ветвистые лазящие стебли этой травянистой двухметровой лианы при помощи длинных двураздельных усиков оплетают кустарниковые заросли по берегам ручьев и речек или на опушках смешанных лесов. Очередные сердцевидно-яйцевидные длинночерешковые листья рассеянно покрыты мелкими волосками. Обоеполые или однополые пазушные мелкие цветки одиночные или в редких кистях. Небольшие мясистые зеленые плоды раскрываются тремя заворачивающимися наружу створками, что обеспечивает активное разбрасывание трех плоских семян.

К трибе трихозантовые (Trichosantheae) относится 10 родов. Все они характеризуются длиннотрубчатыми цветками с бахромчатыми или цельными лепестками. Плоды цилиндрические или трехгранные, чаще нераскрывающиеся или раскрывающиеся на три равные части.

Наиболее известен род *трихозантес* (Trichosanthes), к которому принадлежит около 15 видов, распространенных в Юго-Восточной Азии и в Австралии. Морфологическое строение этих растений обычное для большинства тыквенных — лианообразный облик, широкие лопастные листья, однополые цветки; мужские собраны в редкую кисть, а женские одиночные. Часто лепестки спирально загнуты внутрь, отчего длиннотрубчатые цветки приобретают несколько необычный вид. Недозрелые плоды съедобны, поэтому некоторые из этих видов введены в культуру. Кроме того, зрелые плоды

часто бывают очень эффектными, что в совокупности с обильной пышной зеленью листьев делает растения весьма декоративными.

В Индии, Африке и на островах Тихого океана наиболее популярен и широко культивируется так называемый *«змеиный огурец»* (T. anguina), гигантские цилиндрические плоды которого вырастают в длину до 1,5 м. Это растение выращивают на шпалерах. Чтобы получить более прямые и длинные плоды, к концу каждого «огурца» начиная с момента его образования подвешивают небольшой камень. В противном случае «огурец» во время своего роста по змеиному изовьется, образуя крутые петли.

Интересен также близкий к трихозантесу монотипный индо-малезийский род *ходжсония* (Hodgsonia). *Ходжсония гетероклита* (H. heteroclita) — крупная лиана, возделываемая в некоторых тропических странах как пищевое растение ради ее крупных мясистых плодов, похожих на тыкву, и чрезвычайно масличных семян. Цветки ходжсонии, белые сверху и бархатисто-желтые с красными прожилками снизу, необыкновенно привлекательны: все пять лепестков колесовидного венчика заканчиваются длинной бахромой из висячих, закрученных, мохнатых, тонких выростов длиной до 15—20 см (табл. 9).

К трибе мелотриевые (Melothrieae) относятся 34 рода, в том числе род *огурец* (Cucumis), представленный более 25 видами, распространенными главным образом в Африке. Лишь несколько видов встречаются в Азии. Целый ряд видов культивируется как пищевые растения ради съедобных плодов. Особенно распространен в культуре *огурец посевной* (C. sativus) — древняя культура Индии, ставшая затем популярной во всех странах мира. Это однолетнее растение развивает плети в длину до 1,5 м с треугольно-остроконечными шершавыми листьями и воронковидными ярко-желтыми раздельнополыми цветками; женские цветки одиночные, мужские собраны в пазушные пучки. У растений, культивируемых во влажных районах, имеются специальные приспособления для удаления из организма лишней влаги. Их молоденькие продолговатые плодики покрыты шипиками. Это не что иное, как микронасосы, откачивающие из плода избыточную влагу: в утренние часы, когда в воздухе висит туман, на конце каждого шипика появляется мельчайшая капелька росы, «высосанная» из тканей огурца.

*Дыня* (C. melo) также относится в настоящее время к роду огурец, но некоторые ботаники считают возможным выделить ее в отдельный род *Melo*. В странах Азии дыня культивируется с древнейших времен, возникнув, как предполагают, около 4000 лет до н. э. Количество ее сортов доходит до тысячи. В СССР лучшие сорта дыни возделывают в Средней Азии и в Закавказье.

Среди прочих родов трибы можно назвать еще интересные роды *кораллокарпус* (Corallocarpus), *мелотрия* (Melothria) и *кедростис* (Kedrostis).

Род кедростис (около 35 видов) распространен в тропических и субтропических областях Африки, Мадагаскара, в тропической Азии и в Малезии.

В степях Южной Африки нередко можно встретить стелющиеся по земле лианообразные, густоопушенные, серо-зеленые, травянистые растения, принадлежащие к роду кедростис. Особенно интересен *кедростис колючий* (K. spinosa). Его плоды настолько своеобразны, что внешне даже отдаленно не напоминают тыквину. Они сплошь усеяны крупными толстыми шипами и похожи на раковину какого-то моллюска. Внутри плода, плотно прижатые друг к другу, лежат 5—7 крупных продолговатых семян.

На острове Сокотра, лежащем к северо-востоку от Африканского континента, на выжженной солнцем каменистой почве произрастает единственное древесное растение семейства тыквенных — *дендросициос сокотранский*, или *«огуречное дерево»* (Dendrosicyos socotranus, рис. 25, *1—5*). Общий вид этого невысокого дерева весьма своеобразен (см. табл. 7). Его объемистый, разбухший от влаги, слегка конусовидный стебель со светло-серой корой необычно мясист и сочен. Он служит резервуаром, запасающим воду на весь долгий засушливый сезон, как это имеет место, например у кактусов. Две-три короткие толстые ветви поднимают вверх негустую крону, состоящую из тонких колючих веточек с крупными, дланевидными, жесткими, шероховатыми, по краю шиповатыми, длинночерешковыми листьями. Цветки мелкие, желтые, однополые, на длинных опушенных цветоножках, собраны в негустые соцветия. Плоды, напоминающие огурцы, усеяны шипами. Это дерево, так непохожее на травянистые лианообразные тыквенные, в родственном отношении также наиболее далеко от них.

Подсемейство занониевые (Zanonioideae) включает в себя 18 родов, которые объединены в одну трибу. Большинство растений этого подсемейства обитает в странах тропического и субтропического пояса. Наиболее полно характеризует все подсемейство монотипный индо-малезийский род *занония* (Zanonia). Его цветки двудомные с двух-трехгнездной завязью; плоды — волосистые булавовидные коробочки, при созревании вскрывающиеся крышечкой, рассыпая легкие крылатые сплюснутые семена, которые распространяются ветром на большие расстояния.

Род *актиностемма* (Actinostemma), насчитывающий около 6 видов, распространен в Восточной Азии и на Гималаях. Все они — многолетние травянистые лианы с лазящими стеблями. Один из видов встречается в СССР. В Уссурийском крае Дальнего Востока по долинам и берегам водоемов произрастает многолетнее ползучее растение с тонкими трех- — пятилопастными листьями и невзрачными цветками — *актиностемма лопастная* (A. lobatum). Плоды актиностеммы зеленоватые, яйцевидные, длиной до 2 см, открывающиеся крышечкой, в нижней части усаженные мягкими шипиками; в плоде 2—4 сплюснутых ямчато-морщинистых крупных семян. Некоторые виды рода, содержащие алкалоиды и сапонины, используют в китайской медицине.

## ПОРЯДОК БЕГОНИЕВЫЕ (BEGONIALES)

### СЕМЕЙСТВО ДАТИСКОВЫЕ (DATISCACEAE)

Из четырех видов датисковых два относятся к травянистому роду *датиска* (Datisca). Один из видов этого рода — *датиска коноплевая* (D. cannabina) — распространен от западной части Малой Азии, Крита, Кипра и Ливана до Южного Таджикистана и Непала, а второй вид — *датиска клубочковая* (D. glomerata, рис. 26) — встречается в тихоокеанской Северной Америке — в штате Калифорния и на полуострове Калифорния (на юге до Сьерра-Сан-Педро-Мартир). Оба вида датиски — высокие, голые, многолетние растения, внешне несколько похожие на коноплю (отсюда название датиски коноплевой), произрастающие по берегам рек и ручьев, во влажных лесах и в местах близкого стояния грунтовых вод. Колоссальный разрыв в ареале рода датиска объясняется историческими причинами — общим происхождением обоих видов от широко распространенного в третичное время в умеренной зоне северного полушария общего предка. Два других вида датисковых относятся к двум монотипным индо-малезийским родам — *октомелесу* (Octomeles) и *тетрамелесу* (Tetrameles). В отличие от датиски оба эти рода представлены очень высокими деревьями с хорошо развитыми досковидными корнями, произрастающими в тропических лесах.

Октомелес очень быстро растущее, вечнозеленое дерево, достигающее колоссальных размеров — в высоту до 60 м и более — с высоко приподнятой полушаровидной кроной. Он растет настолько быстро, что четырехлетние экземпляры могут достигать в высоту 25 м. Октомелес распространен от Суматры через бо́льшую часть Малайского архипелага (но за исключением Явы и Малых Зондских островов) и Новую Гвинею до острова Новая Британия и Соломоновых островов. Октомелес произрастает в дождевых лесах, вдоль рек и поднимается до высоты 800 м над уровнем моря. Особенно характерен октомелес для вторичных и приречных лесов, на аллювиальных почвах, где часто образует одновозрастные чистые насаждения.

В отличие от октомелеса, тетрамелес — листопадное дерево. Он также характеризуется быстрым ростом и в благоприятных условиях достигает 50 м в высоту. Корневые подставки тетрамелеса очень сильно развиты и достигают иногда 6 м в высоту. Тетрамелес распространен значительно шире, чем октомелес. Он встречается на острове Шри-Ланка, на западном побережье полуостровной Индии (включая Западные Гаты), в тропических муссонных лесах Сиккима и Ассама, в юго-восточной прибрежной части Бангладеша, на Андаманских островах, на полуострове Малакка, на Малайском архипелаге (однако, отсутствует на Калимантане, Филиппинах и Молуккских островах), на Новой Гвинее и на полуострове Кейп-Йорк в Северо-Восточной Австралии. Тетрамелес произрастает в муссонных и особенно во влажных листопадных лесах и обычен в тиковых лесах. Обычно поднимается в горы не выше 500 м над уровнем моря, но иногда до 1000 м.

Октомелес и тетрамелес внешне так сильно отличаются от травянистого рода датиска, что неудивительна попытка выделить их в отдельное самостоятельное семейство тетрамелесовых (Tetramelaceae). Но, как показал американский ботаник К. Дэвидсон (1973, 1976), всесторонне исследовавший все три рода датисковых, октомелес и тетрамелес настолько близки к датиске, что не заслуживают выделения не только в отдельное семейство, но, вероятно, даже в отдельное подсемейство.

Листья у датисковых лишены прилистников, очередные, непарноперистые или перистонадрезанные (датиска), или цельные и цельнокрайные, или зубчатые. Листья октомелеса, так же как оси соцветия и цветка, густо покрыты своеобразными пельтатными волосками. Анатомическое строение вегетативных органов очень специализированного типа, в частности, членики сосудов исключительно с простой перфорационной пластинкой. Цветки также очень специализированы и собраны в пазушные соцветия, которые у древесных родов крупные, многоцветковые и висячие. Они двудомные, но у калифорнийской датиски клубочковой цветки

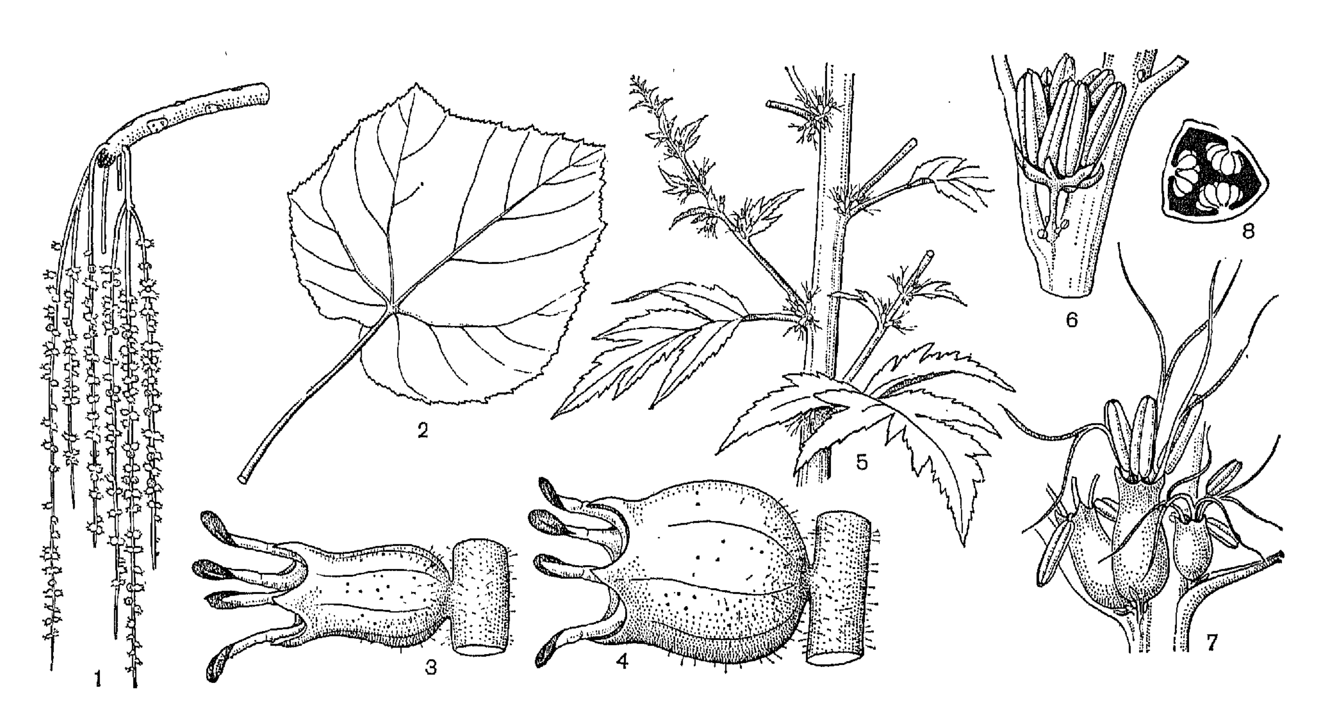



Рис. 26. Датисковые.

Тетрамелес голоцветковый (Tetrameles nudiflora): *1* — соцветие с женскими цветками и плодами; *2* — лист; *3* — женский цветок; *4* — плод. Датиска клубочковая (Datisca glomerata): *5* — часть растения с боковыми ветвями и обоеполыми цветками; *6* — мужской цветок; *7* — обоеполые цветки; *8* — поперечный разрез плода.

у одних растений обоеполые и протогиничные, а у других — мужские (женских растений у этого вида не бывает). Цветки обычно безлепестные, за исключением мужских цветков октомелеса, снабженных маленькими треугольными лепестками, и рудиментарных лепестков, иногда встречающихся в мужских цветках тетрамелеса. Чашелистики сросшиеся в трубку. Тычинки в одинаковом числе с чашелистиками и супротивны им, с крупными пыльниками, содержащими большое число пыльцевых зерен. Гинецей со свободными столбиками, цельными или раздельными. Завязь нижняя, с многочисленными семязачатками на постенных плацентах, которые у октомелеса, врастая внутрь полости завязи, разделяют ее на 6—8 камер. Плод у датисковых — коробочка с кожистым околоплодником, раскрывающаяся продольными трещинами (октомелес) или же верхушечной порой, образующейся между остающимися столбиками. Семена многочисленные, очень мелкие, без эндосперма или с очень скудным эндоспермом. У тетрамелеса семена крылатые.

Строение соцветий и цветков датисковых указывает на то, что основным способом переноса пыльцы является ветроопыление. Однако есть все основания считать, что в переносе пыльцевых зерен участвуют также представители животного мира. Особенно ясно это в отношении октомелеса, в мужских цветках которого внутри венчика имеется довольно хорошо развитый нектарник, к которому прикреплены тычинки. Имеются указания, что в вечерние часы цветки октомелеса посещаются летучими мышами, которые, вероятно, способствуют перекрестному опылению. Нектарники в цветках тетрамелеса отсутствуют и, судя по строению цветка и соцветия, этот род ушел дальше по пути приспособления к ветроопылению. Но и в этом случае не исключено участие животных агентов, особенно перепончатокрылых. Что касается датиски, то, хотя она обычно считается ветроопыляемой, участие насекомых в ее опылении также не исключено, тем более что пыльцевые зерна у нее более крупные, чем у двух других родов, и с более ясно выраженной скульптурой поверхности экзины.

Семена датисковых распространяются как ветром, так и текущей водой.

Хозяйственное значение датисковых невелико. Датиска коноплевая считается на своей родине лекарственным растением, а молодые ее побеги употребляют в пищу. Местами ее культивируют для получения желтой краски. Несколько большее экономическое значение имеют октомелес и тетрамелес. Используют главным образом чрезвычайно легкую и мягкую древесину, невысокого качества, которая применяется для изготовления каноэ, для постройки временных жилищ и изготовления ящиков.

## СЕМЕЙСТВО БЕГОНИЕВЫЕ (BEGONIACEAE)

В семействе бегониевых насчитывают 5 родов и не менее 1000 видов, широко распространенных в тропических странах. В Полинезии, однако, бегониевых нет, не установлены они и для Австралии. Монотипный род *хиллебрандия* (Hillebrandia) — эндемик Гавайских островов, *семибегониелла* (Semibegoniella, 2 вида) — эндемичен для Эквадора, *бегониелла* (Begoniella, 5 видов) — для Колумбии, *симбегония* (Symbegonia, 12 видов) — для Новой Гвинеи. Самым большим в семейство и наиболее известным является род *бегония* (Begonia); в нем описано около 1000 видов, входящих в состав растительных сообществ тропиков. Большое богатство видов бегоний наблюдается в тропической зоне Южной Америки — здесь они предпочитают тенистые влажные леса, селятся в долинах гор и на горных склонах; отдельные виды доходят на севере до Мексики.

На втором месте по обилию видов — тропики Азии, особенно Восточные Гималаи, горные области Индии, Малайский архипелаг; заходят бегонии и в Южную Индию, на полуостров Шри-Ланка, в Китай. 40′ с. ш. (широта Пекина) — самая северная точка распространения бегоний.

Восточная Африка богата эндемичными видами, но во влажной Западной Африке большее число видов по сравнению с Восточной; при этом существуют родственные связи между некоторыми африканскими и американскими видами.

Облик бегоний крайне разнообразен. Встречаются многолетние травы высотой иногда всего 3—4 см с ползучими или клубневидно утолщенными корневищами, кустарники с одревесневающим прямостоячим стеблем, формы, вовсе лишенные стебля, у которых листья отходят прямо от скрытого под землей клубня, вьющиеся по земле растения. Эпифиты поселяются в перегное трещин коры деревьев тропического леса. Лианы с уплощенными стеблями взбираются с помощью корней на высочайшие деревья, свешиваясь вниз богатым убором тонких ветвей с косыми листьями и многоцветковыми соцветиями.

На Филиппинских островах бегонии иногда растут на известковых обрывах совсем близко к морю, заметно не страдая от периодического увлажнения солеными морскими брызгами. В Перуанских Андах и в Гималаях бегонии, поселяясь в расщелинах скал, поднимаются до высоты 4000 м. В засушливых местообитаниях, например на каменистых горных склонах, произрастают суккулентные формы, запасающие воду в больших клубнях и чрезвычайно утолщенных листьях, под тяжестью которых сгибаются их ветви. Некоторые виды в засушливый сезон года сбрасывают листья или у них отмирает вся надземная часть растения.

Листья бегоний поражают богатством формы и окраски. Их большие прилистники, длиной иногда до 80 см, опадают рано. У некоторых бесстебельных бегоний имеется всего один-единственный лист.

Есть бегонии с совершенно круглыми, сердцевидными при основании листьями, но у большинства центральная жилка делит лист на две очень неравные части. Такие листья по форме напоминают уши слона. Асимметрия листьев бегоний не случайна. Расположенные в мозаичном порядке, они не затеняют друг друга, максимально используя скудный свет, проникающий сквозь густую крону деревьев тропического леса. Края листьев могут быть не только цельными, но и зубчатыми, глубоко рассеченными; тогда листья похожи на листья кленов, пальм, конского каштана, датиски и других известных нам растений.

Разнообразна окраска листьев. Зеленые листья разных оттенков нередко имеют нижнюю поверхность красного, темно-фиолетового, коричневого цвета. Листья многих бегоний покрыты причудливыми узорами серебристо-белых, красных и желтых пятен — больших и мелких, округлых и расплывчатых, похожих на мазки и брызги, беспорядочно разбросанных и расположенных рядами вдоль жилок.

Экзотический наряд листьев бегоний дополняется их ярким опушением. Благодаря красным, зеленым, коричневым, белым волоскам листья кажутся бархатистыми или тронутыми морозным инеем. Длинные волоски, собранные в пучки, могут располагаться не только на листьях, но и на черешках и на стеблях растения. Некоторые бегонии густо опушены волосками необычной вильчатой или звездчатой формы. Иногда волоски располагаются на цветках, скрывая истинную окраску околоцветника.

Обычно зигоморфные однополые и однодомные цветки бегониевых собраны в верхоцветные пазушные соцветия. Околоцветник состоит из 2—5 и лишь у некоторых видов в женских цветках из 6—8 листочков; большее число листочков наблюдается только в культуре. У хиллебрандии и бегониеллы можно различить очень маленькие лепестки, которые чередуются с чашелистиками. У большинства же бегониевых нет четкого разделения околоцветника на чашечку и венчик. Околоцветник свободный, но у бегониеллы и симбегонии, а также в мужских цветках семибегониеллы листочки околоцветника срастаются в трубку.

Цветки бегоний столь же разнообразно окрашены, как и их листья. Огненно-красные и

снежно-белые, розовые нежнейших и глубоких оттенков, зеленоватые, редко желтые и оранжевые — они хорошо заметны в сумерках тропического леса.

Мужские цветки распускаются в соцветии раньше женских. Их околоцветник состоит из 2—4 листочков, и, если листочков 4, они расположены парами, при этом наружная пара всегда крупнее внутренней. В цветках отсутствуют рудименты завязи, тычинок много, и расположены они в несколько кругов. Только у бегониеллы имеются 4 тычинки, сросшиеся попарно. Тычинки срастаются в колонку или располагаются свободно. Когда созревает пыльца, 2-гнездные пыльники тычинок раскрываются продольной щелью, а у некоторых видов порой, через которые пыльца высыпается наружу.

Отцветают мужские цветки в соцветии — раскрываются женские. Различное время цветения мужских и женских цветков достигается их разной локализацией в пределах соцветия. Листочки околоцветника в женских цветках направлены вверх. Нижняя завязь образована у многих видов 3, у некоторых 2—5 сросшимися плодолистиками и снаружи выглядит крылатой. Только у хиллебрандии наблюдается полунижняя завязь. Рудименты тычинок в женских цветках отсутствуют и только у хиллебрандии в цветке имеются маленькие желёзки, окружающие завязь, которые считают рудиментами тычинок. Гинецей из 3, реже 2—5(6) плодолистиков; столбики свободные или обычно иногда срастающиеся при основании, обычно глубоко-двураздельные; ткань рыльца представляет собой спирально закрученную ленту. В гнездах завязи — многочисленные семязачатки; они развиваются в очень мелкие семена; у многих видов 75 000 семян имеют массу всего 1 г!

Яркая окраска околоцветника, свойственный некоторым видам приятный запах и зигоморфизм цветка обеспечивают опыление насекомыми. И многие маленькие насекомые, пчелы, шмели, бабочки, охотно посещают цветки бегоний. Раздельнополость цветков благоприятствует перекрестному опылению, а опадение мужских цветков в соцветии до раскрывания женских практически исключает опыление ра тения собственной пыльцой.

После созревания семян плод бегоний - крыловидная коробочка — растрескиваетс продольно, но не отрывается от растени крылья способствуют раскачиванию ее на ветр и тем самым рассеиванию семян. Мелкие, почт пылевидные семена переносятся на небольши расстояния ветром и потоками ливневых дож дей. Шероховатая верхняя поверхность плодо способствует их прилипанию к клювам птиц их ногам, когтям — так семена попадают на бо лее отдаленные острова. Только у некоторы бегоний плод — ягода, но это не особенно соч ная и несъедобная ягода.

Среди бегоний встречаются лекарственны растения, а их кисловатые листья жители тро пиков употребляют для приготовления салатов Но бегонии знамениты не этим. Еще первы европейцев, попавших в тропические страны, бегонии поразили своей экзотической красотой. Теневыносливость, легкость вегетативного размножения, многообразие форм, обильное и продолжительное цветение — все это сделало бегонии начиная с XVIII в. излюбленными комнатными декоративными растениями. За это время любители-садоводы, а в наши дни и профессиональные селекционеры создали тысячи новых форм с самыми разными сочетаниями признаков.

В культуре бегонии чаще всего размножают не семенами, а вегетативно — черенками, кусочками листьев. По способности к вегетативному размножению бегонии превосходят почти все известные нам растения. Эта способность развита настолько, что положенный на влажную землю лист бегонии, многократно перерезанный поперек его жилок, дает корни в местах поранения, закладывает стеблевые почки, и вскоре образуется большое число новых растеньиц. В лабораториях удается получить новые растения бегоний из мельчайших кусочков листа, содержащих всего несколько десятков клеток. В школе на уроках ботаники легко можно продемонстрировать на примере бегоний способность растений к вегетативному размножению.

## ПОРЯДОК КАПЕРСОВЫЕ (CAPPARALES)

### СЕМЕЙСТВО КАПЕРСОВЫЕ (CAPPARACEAE)

В семействе каперсовых насчитывается около 40 родов и до 850 видов, распространенных преимущественно в теплых поясах земного шара — тропическом и субтропическом, лишь немногие представители этого семейства встречаются в странах умеренного пояса. Многие каперсовые произрастают в сухих областях, особенно в Африке. Наиболее крупными родами являются род *каперсы* (Capparis), охватывающий, вероятно, до 300 видов, и род *клеоме* (Cleome)— около 200 видов.

Каперсовые большей частью кустарники, реже небольшие или средних размеров деревья, древесные лианы, многолетние или одно-

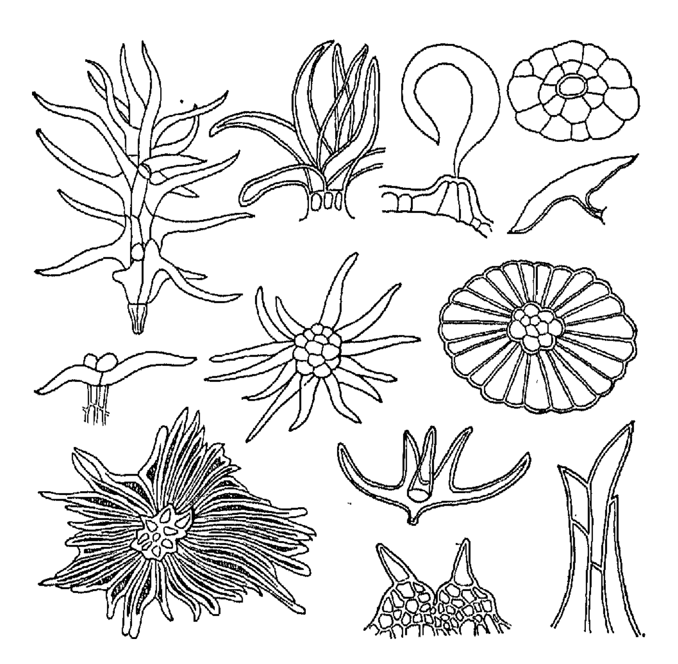


Рис. 27. Различные формы волосков в опушении у каперсовых.

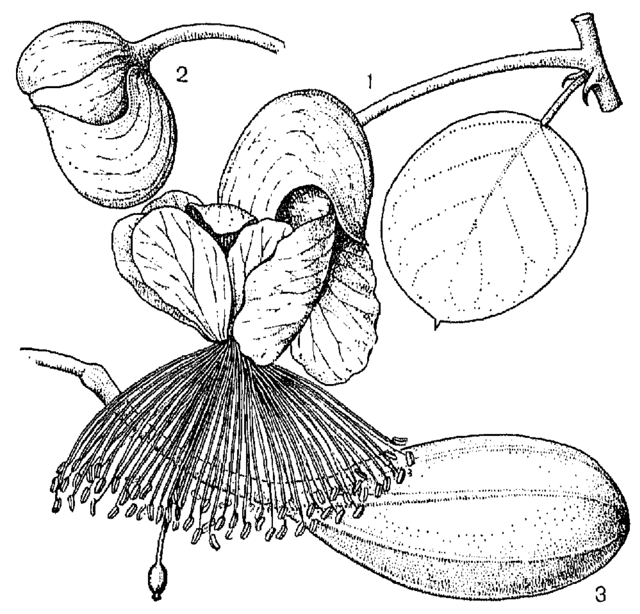



Рис. 28. Каперсы шлемовидные (Capparis galeata): *1 — ветвь с раскрывшимся цветком; 2 — бутон; 3 — плод.*

летние, травы. Листья очередные или пальчатосложные (нередко однолисточковые), часто снабженные мелкими прилистниками (нередко в виде желёзок или колючек). Для многих каперсовых (особенно для клеоме и близких родов) характерно железистое опушение (рис. 27). Цветки каперсовых обычно в кистях, снабженные прицветниками, но лишенные прицветничков, обоеполые или иногда однополые, актиноморфные или чаще зигоморфные (рис. 28 и 29, табл. 10). Они часто снабжены нектарниками, являющимися выростами цветоложа между венчиком и андроцеем. Нектарники принимают довольно разнообразную форму, вплоть до трубчатого образования. Чашелистиков 4 (реже 2—5), свободных или сросшихся у основания. Лепестков обычно 4 (реже 5 или больше), иногда отсутствуют. Андроцей состоит в основном из 4 тычинок, но в результате расщепления некоторых или всех четырех тычинок на стадии зачатков число их возрастает (6, 8 или много). Гинецей из 2 или реже 4 или большего числа плодолистиков. Для каперсовых характерно также удлинение междоузлия между лепестками и тычинками, в результате чего возникает так называемый андрогинофор. Он бывает очень разной длины, от очень короткого до довольно длинного (иногда до 30 см). Междоузлие может удлиняться также между тычинками и гинецеем, и тогда возникает гинофор, возвышающий гинецей над всеми другими частями цветка. Иногда развивается только гинофор. Завязь со многими, или реже с несколькими, или только с 2—1 семязачатками на каждой плаценте. Плод — коробочка, стручковидная коробочка, стручок или же ягода (как, например, у каперсов); иногда плод ореховидный, очень редко костянка. Семена обычно почковидные, с более или менее изогнутым или складчатым зародышем и без эндосперма или иногда со скудным эндоспермом.

Жизненные формы каперсовых крайне разнообразны. Здесь встречаются травы и кустарники, лианы и деревья (вечнозеленые и листопадные). Много деревьев в роде каперсы. В особенности интересны лианы, достигающие иногда значительной длины, например у *каперсов персиколистных* (Capparis persicifolia) до 20 м. Лианы, взбираясь на высокие деревья, украшают их массой душистых красивых цветков и не менее красивых, ярко окрашенных плодов. При этом выработался ряд замечательных приспособлений, облегчающих продвижение лиан вверх по ветвям и стволам деревьев. К числу таких приспособлений можно отнести прилистники, видоизмененные в шипы и загнутые назад наподобие крючков, способность гибких плетей лиан (метаморфизированных побегов) к винтообразным движениям вокруг опоры. У одной из южноафриканских лиан — *каперсов Генеца* (C. guenezii) — на крепких стволиках через определенные интервалы развиваются две гибкие, супротивные веточки, которые, огибаясь дугообразно по направлению друг к другу, постепенно сближаются верхушками. Встретив ветвь дерева или кустарника,

Рис. 29. Каперсы цинофаллофорные (Capparis cynophallophora):

*1* — ветвь с цветками и плодами; *2* — цветок; *3* — плоды; *4* — нижняя часть плода с гинофором.

они смыкаются верхушками и обнимают эту ветвь, что доставляет лиане необходимую опору для дальнейшего продвижения вверх. Интересен также почти безлистный австралийский род *апофиллум* (Apophyllum) — кустарник, напоминающий род спартиум (Spartium) из бобовых. Безлистными или почти безлистными являются *каперсы безлистные* (C. aphylla), у которых ассимиляционная функция перешла к зеленым стеблям, и монотипный род *кеберлиния* (Koeberlinia) — колючее ксерофильное растение, обитающее на юго-западе США и в Мексике.

Поразительная засухоустойчивость каперсов колючих отмечалась многими авторами, и она, по-видимому, обусловлена их мощной и глубоко идущей корневой системой. Так, К. Закиров и Р. Худайберганов (1972) установили, что в условиях пустынной зоны Средней Азии корни этого растения углубляются до 18—20 м и достигают грунтовых вод или, во всяком случае, влажных подпочвенных горизонтов. Однако приспособления каперсовых к существованию в условиях аридных районов не ограничиваются сильным развитием корневой системы. Т. Херцог (1923), изучая *каперсы Фирбрига* (C. fierbrigii) в Боливийских Андах, характеризует это растение как ксерофитный кустарник с вниз отогнутыми шиповатыми ветвями, обладающий мелкими, но плотными, темно-зелеными, как бы лакированными листьями, хорошо отражающими лучи солнца. Эти листья, кроме того, обладают отогнутыми книзу краями и густым опушением нижней поверхности листьев, а также цветочных почек и молодых побегов.

Каперсы колючие распространены в аридных областях Западной Азии и Африки, где местами являются даже ландшафтными растениями и определяют облик и даже название обширных территорий. На языках иранского корня (фарси) каперсы называются «кавар» (или «кевир»). Великая иранская пустыня из-за обилия в ней каперсов и носит название Деште-Кевир (или «кевир»). В период цветения миллионы белых и нежно-розовых цветков, усеивающих пустыню, представляют собой своеобразное по красоте зрелище.

Лиановидные каперсы вполне пригодны для вертикального озеленения. Их длинные свисающие вниз плети, усыпанные фиолетовыми, розовыми цветами или ярко окрашенными плодами, образуют замечательные по красоте композиции, которые можно наблюдать, например, на городских стенах Момбасы (в Кении).

Каперсовые — растения перекрестноопыляемые, причем во многих случаях наблюдается протандрия. Опыление летучими мышами установлено для некоторых тропических каперсовых (С. Фогель, 1958). Главными опылителями являются пчелиные, привлекаемые запахом и обилием пыльцы и нектара в цветках. Однако ярко окрашенные цветки многих каперсовых, как, например, *каперсов остроконечных* (C. acuminata), *клеомы железистой* (Cleome glandulosa), видов *кратевы* (Crataeva) и других, привлекают и мелких птиц, в частности колибри. Цветки некоторых видов семейства открываются только ночью и при этом обладают сильным, резким, нередко неприятным для человека запахом. Этот «аромат», однако, привлекает ночных насекомых, а также мелких летучих мышей, которые и способствуют перекрестному опылению, как это установлено для некоторых видов клеомы (*клеома аномальная* — C. anomala).

У каперсовых наблюдаются самые разные приспособления для распространения плодов и семян и соответственно большое морфологическое их разнообразие. Плоды каперсовых бывают как сухие, так и мясистые. Особенно разнообразны сухие плоды. Основным типом сухих плодов каперсовых является более или менее удлиненная стручковидная и часто четковидная коробочка, возникшая из двуплодолистикового гинецея. Особенно интересны те формы стручковидной коробочки, которые уже фактически неотличимы от настоящего стручка (типа плода, характерного для очень близкого к каперсовым семейства крестоцветные). Такие плоды можно видеть, например, у клеоме, *поланизии* (Polanisia) и близких родов. При созре-

вании такого плода он раскрывается двумя створками, оставляя на плодоножке так называемую «рамку» (лат. replum) с прикрепленными к ней семенами. Оригинальный вариант коробочки мы встречаем у очень близкого к клеоме монотипного американского рода изомерис (Isomeris) — сильно разветвленного кустарника с трехлисточковыми листьями, обитающего на юго-западе США и на севере полуострова Калифорния. Коробочка у этого растения кожистая, пузыревидно вздутая, при созревании раскрывающаяся двумя створками и освобождающая легкие семена, подхватываемые ветром. Аналогично устроенная коробочка имеется у таких видов, как *клеоме колютеобразная* (Cleome coluteoides) и *клеоме Радде* (C. raddeana), обитающих в Западной и Средней Азии. Другим типом сухого плода у каперсовых является нераскрывающийся ореховидный плод. Он характерен, например, для тропического африканского рода *кладостемон* (Cladostemon), так же как для ряда других родов. У североафриканско-индийского монотипного рода *диптеригиум*, или *двукрылистник* (Dipterygium), который некоторыми ботаниками относится к крестоцветным, 1—2-семянный ореховидный плод крылатый, очевидно приспособленный к распространению ветром. У многих других каперсовых, в частности у самого большого рода каперсы, плоды мясистые, ягодообразные. Они также весьма разнообразны не только по форме и размерам, но и по окраске. Хорошее представление о мясистых плодах каперсовых можно составить, наблюдая плоды *каперсов колючих* (C. spinosa) — растения, широко распространенного от Судана и Средиземноморья до Средней Азии, Пакистана и Индии. Зеленые, немного похожие на огурцы плоды этого растения раскрываются при созревании наподобие цветка тюльпана (изнутри они ярко окрашены — цвета мякоти арбуза). В мясистой ткани раскрывшегося плода сидят многочисленные сероватые семена с приставшей к ним сладкой мякотью. Муравьи охотно растаскивают эти семена, способствуя их распространению. Очень оригинальная цилиндрическая четковидная ягода имеется у видов палеотропических родов *меруа* (Maerua) и *тилахиум* (Thilachium) и даже у некоторых тропических видов каперсов.

Наибольшее практическое значение имеют каперсы, особенно каперсы колючие. Бутоны этого растения, молодые плоды, концы побегов маринуют в уксусе и солят, используя как приправу (особенно на Кавказе и в Средиземноморских странах). Зрелые плоды употребляют в пищу в сыром виде. Из семян добывают пищевое масло. В Южной и Западной Европе культивируют неколючие сорта этого вида в качестве пищевого растения. Каперсы колючие являются хорошим медоносным растением, находят применение в народной медицине, а корни их содержат красящее вещество. Ряд южноафриканских видов каперсовых местное население употребляет в пищу или использует как примесь к кофе. Один из видов, очень близких к клеоме и иногда объединяемый с ним,— рода *гинандропсис* (Gynandropsis gynandra) — известен как овощное и противоцинготное растение. Семена его богаты маслом, а измельченные семена используют в качестве суррогата горчицы (как и семена некоторых видов клеоме). Среди видов клеоме есть виды, пригодные для изготовления душистого бальзама, имеющего лекарственное значение. Плоды *кратевы* (Crataeva tapia), имеющие вид апельсинов, дают сок, сходный по вкусу со сладким вином, а южноамериканские виды босции (*босция вонючая* — Boscia foetida) дают съедобные плоды, корни их используют для приготовления особого напитка типа пива и в качестве суррогата кофе.

## СЕМЕЙСТВО КРЕСТОЦВЕТНЫЕ (BRASSICACEAE, ИЛИ CRUCIFERAE)

Крестоцветные настолько близки к каперсовым, что между ними не всегда легко провести границу. Некоторые роды, например род *диптеригиум* (Dipterygium), одними ботаниками включается в семейство каперсовые, а другими — в крестоцветные. В семействе насчитывается до 380 родов и около 3200 видов. Расселены они по земному шару крайне неравномерно. В основном сконцентрированы в умеренной зоне северного полушария, главным образом в Старом Свете. В тропиках представлены единичными родами, приуроченными к горным областям, встречаются там также в интродукции и как сорняки. Небольшое число крестоцветных, произрастающих в южном полушарии, имеет узколокальную приуроченность.

Крестоцветные успешно приспосабливаются к самым разнообразным местообитаниям. Одни из них приурочены к крайним условиям высокогорий, достигая рубежей растительности (4500—5700 м над уровнем моря), где вместе с лишайниками являются пионерами растительного покрова; другие произрастают по морским побережьям; одни в своем распространении продвигаются далеко на север и характерны для арктических областей; другие являются обитателями пустынь, полупустынь и степей. Широко представлены крестоцветные также в лесах, среди степной растительности, на увлажненных местах и даже в воде, но все же определенно преобладают среди них растения засушливых и сухих местообитаний. Однако,

несмотря на такую высокую пластичность в приспособлении к условиям среды, наблюдается относительно небольшое разнообразие жизненных форм. Большинство крестоцветных — однолетние или многолетние травы, есть и полукустарнички, у которых одревесневает нижняя часть стебля. Кустарники представлены единичными, преимущественно африканскими и макаронезийскими видами, такими, как, например, *катран кустарниковый* (Crambe fruticosa) на острове Мадейра, достигающий в высоту 2 м, виды рода *синапидендрон* (Sinapidendron, Макаронезия), *гелиофила сизая* (Heliophila glauca — Капская область) или *фолейола Биллота* (Foleyola billotii — Сахара), достигающими в высоту до 1,5—2 м. Такие виды, как *гелиофила лазящая* (H. scandens), и виды южноамериканского рода *кремолобус* (Cremolobus) габитуально сближаются с лианами. Многие из высокогорных видов имеют подушкообразную форму, способствующую задержанию тепла.

Листья крестоцветных очередные, причем нижние часто образуют прикорневую розетку. У некоторых видов наблюдается гетерофиллия. Например, у *клоповника пронзеннолистного* (Lepidium perfoliatum) розеточные листья рассечены на узкие линейные доли, тогда как стеблевые цельные, округлые, стеблеохватывающие. Среди крестоцветных встречаются растения как совершенно голые, так и опушенные простыми или вильчато или звездчато разветвленными волосками. Многолучевые звездчатые волоски зачастую напоминают чешуйки. В опушении участвуют также железистые волоски и так называемые мальпигиевые волоски — распростертые, двураздельные, прикрепляющиеся серединой. Для крестоцветных характерны верхушечные кистевидные или щитковидные, обычно (или за редким исключением) безлистные соцветия, которые иногда бывают сильно укороченными, почти головчатыми, или же, наоборот, вытянутыми, колосовидными. Необычный облик имеет американский *каулантус вздутый* (Caulanthus inflatus, рис. 30), у которого ось соцветия сильно веретеновидно утолщена и сидящие на ней цветки, а затем плоды создают впечатление каулифлории. Цветки обычно лишены как прицветников, так и прицветничков, не крупные, зачастую очень мелкие, невзрачные, но немало также красиво расцвеченных, придающих растению большую декоративность. По своему строению они крайне однообразны. Чашелистики, расположенные в два круга (по 2), у основания могут быть мешковидными, и в таких случаях в эти вместилища стекает нектар. Лепестков также 4, свободных, расположенных крестообразно (откуда и название крестоцветные). В окраске лепестков преобладают желтый и белый цвета, но нередки

Рис. 30. Крестоцветные.

Кергеленская капуста (Pringlea antiscorbutica): *1* — общий вид растения с плодами; *2* — цветок. Каулантус вздутый (Caulanthus inflatus): *3* — общий вид растения с плодами. Геококкус крошечный (Geococcus pusillus): *4* — общий вид растения с подземными плодами.

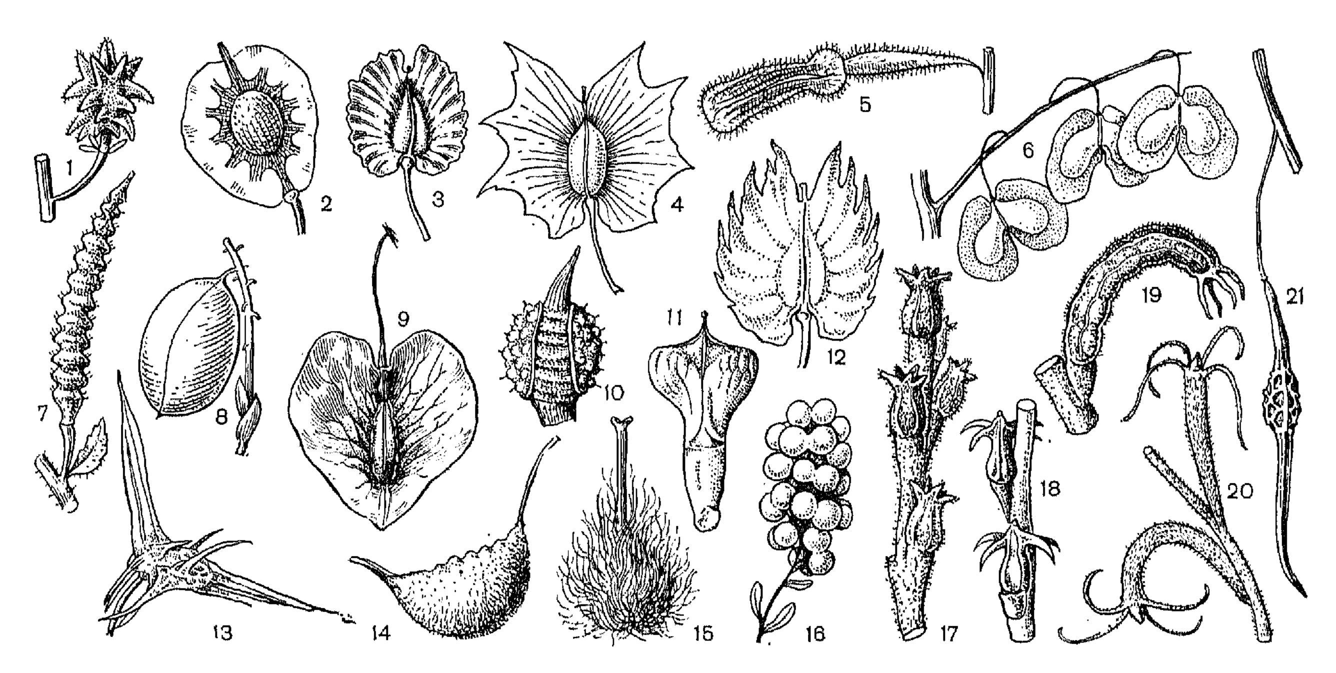



Рис. 31. Различные формы плодов у крестоцветных:

*1* — мурикария простертая (Muricaria prostrata); *2* — тизанокарпус кривоногий (Thysanocarpus curvipes); *3* — крылотычинник красивенький (Aethionema pulchellum); *4* — крылотычинник арабский (A. arabicum); *5* — вайда птицеклювая (Isatis ornithorhynchus); *6* — крупноплодник гигантский (Megacarpaea gigantea); *7* — энартрокарпус изогнутый (Enarthrocarpus arcuatus); *8* — пузыреплодник пузырчатый (Coluteocarpus vesicaria); *9* — вайда Бессера (Isatis besseri); *10* — крепкоплодник сирийский (Euclidium syriacum); *11* — полевка пронзеннолистная (Myagrum perfiliatum); *12* — крылотычинник складчатый (Aethionima diastrophis); *13* — пугиониум рогатый (Pugionium cornatum); *14* — таушерия волосистоплодная (Tauscheria lasiocarpa); *15* — шерстоплодник Лемана (Lachnoloma lehmannii); *16* — двойчатка Федченко (Didymophysa fedtschenkoana); *17* — тетракмидион бухарский (Tetracmidion bucharicum); *18* — тетракмидион якорный (T. glochidiatum); *19* — тетракме памирский (Tetracme pamirica); *20* — тетракме загнутый (T. recurvata).

также растения с фиолетовыми, розоватыми, вплоть до пурпурных цветками. Лепестки в основном в верхней части более широкие. Они в большинстве случаев цельные или выемчатые, но есть среди крестоцветных также виды с лопастными (североамериканский род *варея* — Warea), перисторассеченными и даже реснитчато-бахромчатыми (у мексиканской *орнитокарпы* — Ornithocarpa, например) лепестками. Тычинок обычно 6, расположенных в 2 круга. Из них 2 боковые (наружный круг) короткие, 4 срединные более длинные. Иногда срединные срастаются по две своими нитями. В редких случаях все тычинки одинаковой длины или же по 3 разной длины. Число их иногда может сокращаться до 4 и даже до 2 или же, как у *долгонога* (Macropodium), достигает 16. У ряда видов тычинки снабжены придатками или же их нити разрастаются в виде зубцов и крыльев. Гинецей из 2 плодолистиков. По шву срастания плодолистиков образуется ложная перегородка, делящая завязь на 2 гнезда. Обычно завязь сидячая, но у некоторых видов она сидит на довольно длинном гинофоре (сходство с каперсовыми). Особенности строения семязачатков играют немаловажную роль в систематике крестоцветных. Семядоли обычно плоские, но бывают и вдоль сложенными, как у капусты, реже поперек сложенными, как у *гелиофилы* (Heliophila), или спирально закрученными (*свербига* — Bunias). По расположению корешка зародыша по отношению к семядолям они бывают краекорешковыми и спинкокорешковыми.

Если строением всех остальных органов крестоцветные довольно однообразны, то этого нельзя сказать об их плодах, признаки строения которых наиболее широко используются в систематике семейства (рис. 31). Удлиненные плоды, длина которых значительно превышает ширину, называются стручками, короткие же — стручочками. И те и другие могут быть раскрывающимися двумя створками или нераскрывающимися. У раскрывающихся плодов после опадания створок на плодоножках остается рамка (как у некоторых каперсовых), перетянутая ложной перегородкой. Большой популярностью, например, пользуются виды *лунника* (Lunaria), рамки крупных овальных стручочков которого весьма декоративны. У нераскрывающихся стручочков часто створки сильно уплотняются и стручочки становятся ореховидными. Особый интерес представляют двучленные плоды, состоящие из верхнего, всегда нераскрывающегося членика и нижнего раскрывающегося или нераскрывающегося. В одних слу-

чаях верхний членик бывает бессемянным, в других нижний, в большинстве случаев оба членика содержат семена. Среди двучленных плодов также различаются стручки или стручочки. Плоды крестоцветных сильно варьируют также по величине, форме створок и различными выростами на них.

Крестоцветные приспособлены как к перекрестному опылению, так и к самоопылению. Основными опылителями являются мухи, пчелы, шмели; некоторые виды, например *левкоя* (Matthiola) или *вечерницы* (Hesperis, табл. 10), опыляются в ночное время бабочками. Пчелы привлекаются запахом медоносных видов, а также наиболее яркими цветками. Те виды, у которых цветки мелкие, невзрачные, посещаются преимущественно мухами. Привлечение насекомых достигается также цветовыми контрастами, иногда возникающими в процессе цветения и плодоношения. Так, у некоторых видов с неприметными мелкими цветками, например у *веснянки* (Erophila), мелкие белые лепестки начинающих плодоносить нижних цветков соцветия не опадают, а вдвое увеличиваются и прижимаются к незрелым плодам, имеющим фиолетовый оттенок. Этим создается как бы ореол вокруг начинающих распускаться цветков. В другом случае, например у *ярутки полевой* (Thlaspi arvense), у которой цветки также мелкие, белые, у отцветающих цветков чашелистики становятся желтыми. У видов *иберийки* (Iberis) броскость обеспечивается значительно более крупными наружными лепестками краевых цветков соцветия, наподобие многих зонтичных. У некоторых видов *гулявника* (Sisymbrium), *бурачка* (Alyssum), *зубянки* (Dentaria) этот эффект достигается за счет того, что лепестки цветков с уже завязавшимися плодами не опадают, начинают увеличиваться в размерах, тем самым привлекая насекомых к остальным распускающимся цветкам.

Перекрестное опыление у крестоцветных обеспечивается благодаря присущей им дихогамии. Для большинства из них характерна протогиния, протандрия наблюдается крайне редко. В тех случаях, когда перекрестное опыление по какой-либо причине не может осуществиться (обильные дожди, сильная жара, отсутствие опылителей), крестоцветные опыляются благодаря способности к самоопылению (автогамия). Механизм комбинированного опыления можно наблюдать, например, у *горчицы полевой* (Sinapis arvensis) или у *сердечника лугового* (Cardamine pratense). В начале цветения пыльники длинных тычинок поворачиваются кнаружи, вследствие чего их пыльца не попадает на рыльце своего цветка, но может прилипнуть к бокам насекомых-опылителей, проникающих в глубь цветка к основанию тычинок за нектаром. Однако если рыльце не опылялось чужой пыльцой, то к концу цветения его опыляют короткие тычинки, которые за это время достигают одного с ним уровня. В ненастную же погоду, когда насекомых нет, пыльники длинных тычинок не отворачиваются и опыляют рыльце своего цветка. Есть среди крестоцветных и такие растения, у которых в начале цветения тычинки целиком отклоняются кнаружи, а затем приподнимаются, приближают пыльники к рыльцу и опыляют его. У *кресс-салата* (Lepidium sativum), *чесночника черешкового* (Alliaria petiolata), *брайи альпийской* (Braya alpina) в начале цветения все тычинки короче рыльца, затем 4 из них удлиняются и соприкасаются пыльниками с рыльцем. Однако лишь одна тычинка опорожняет пыльцу на свое рыльце, остальные пыльники раскрываются позже, сохраняя пыльцу для перекрестного опыления.

Можно привести и такие примеры, когда у одних видов одного и того же рода преобладает самоопыление, у других — перекрестное. Так, *ярутка альпийская* (Thlaspi alpina) всегда способна к самоопылению, так как к концу цветения тычинки наклоняются над рыльцем. И наоборот, *ярутка горная* (T. montana) преимущественно перекрестноопыляющаяся, так как у большинства растений тычинки короче рыльца. Исключительно перекрестноопыляющиеся растения можно встретить у *резухи Констанца* (Arabis constancii): рыльца у них выставляются из почки еще до распускания цветка и в дальнейшем, когда тычинки достигают его уровня, оно от них отворачивается в сторону так, что не может быть опылено их пыльцой. У таких растений вероятность самоопыления исключается еще и биохимической несовместимостью пыльцы и поверхности рыльца — своя пыльца не прорастает.

Среди крестоцветных есть также сугубо самоопыляющиеся растения. К их числу относятся никогда не посещаемые насекомыми виды австралийского рода *стенопеталум* (Stenopetalum), у которых иногда даже образуются клейстогамные цветки. Это можно рассматривать как приспособление к суровым условиям Западной и Южной Австралии, которые не всегда благоприятствуют опылению. У другого австралийского растения — *геококкуса крошечного* (Geococcus pusillus, рис. 30) — все цветки клейстогамные. Благодаря длинным, направленным вниз цветоножкам они зарываются в землю и там плодоносят (геокарпия). Частичная клейстогамия характерна для бразильского *сердечника марьелистного* (Cardamine chenopodiifolia), у которого, помимо нормальных цветков верхушечного соцветия, у основания стебля образуются клейстогамные цветки, также зарывающиеся в землю. В редких случаях, при

чрезмерном увлажнении, затоплении, клейстогамия проявляется у некоторых видов *клоповника* (Lepidium), *шильника водяного* (Subularia aquatica), при повышенной сухости — *горчицы полевой*.

Как совершенно исключительное явление для крестоцветных можно рассматривать анемофилию, которая наблюдается обычно у безлепестной *кергеленской капусты*, или *принглеи* (Pringlea antiscorbutica, рис. 30). Успешному ветроопылению этого островного субантарктического вида способствуют длинные, выставляющиеся из цветка тычинки, длинные нитевидные сосочки на рыльце и густое колосовидное соцветие.

К распространению плодов и семян крестоцветные приспособлены довольно разнообразно. Многие из них относятся к числу анемохоров. Это в основном виды с крылатыми или пузыревидно вздутыми плодами, многие виды с мелкими легкими семенами, легко разносимыми ветром, или с семенами, отороченными крылом. Иногда верхние членики двучленных плодов опадают вместе с одной из створок нижнего членика или с частью перегородки, что также повышает парусность.

Есть среди крестоцветных также целый ряд видов, имеющих на плодах крючковидные выросты. Благодаря этому они цепляются за шерсть животных и разносятся ими. Из зоохорных видов весьма любопытен мирмекохорный *клоповник пузырчатый* (Lepidium vesicarium), растения которого часто концентрически располагаются вокруг муравейников, что можно видеть на Араратской равнине в Армении. В некоторых случаях семена разбрасываются благодаря «усилиям» самого растения. Так, у *сердечника недотроги* (Cardamine impatiens) и *сердечника шершавого* (C. hirsuta) створки стручков раскрываются с такой силой, что семена отлетают на значительное расстояние. Довольно необычен другой вид сердечника, у которого, помимо стручков, в пазухах листьев образуются бурые луковички, которые, опадая, прорастают.

Широкой известностью как перекати-поле пользуется так называемая *иерихонская роза*, или *анастатика* (Anastatica hierochuntica). У этого небольшого однолетнего растения, произрастающего в пустынных областях Западной Азии и севера Африки, плоды созревают к началу засушливого сезона. К этому времени его многочисленные ветви плотно сжимаются и округлые плоские стручочки остаются внутри комочка. Приняв шаровидную форму, высохший стебель зачастую отрывается ветром от корня и перекатывается. С наступлением дождей смоченные ветви вновь выпрямляются, этим и напоминая распускающуюся розу. Именно

Рис. 32. Крестоцветные.
Морская горчица (Cakile maritima): *1* — общий вид растения; *2* — плоды. Ланцетная горчица (Cakile lanceolata): *3* — ветвь с плодами.

тогда, при обильном увлажнении, стручочки вскрываются (гигрохазия) и рассеивают семена. Гигрохазия вообще присуща большинству крестоцветных с трудно раскрывающимися плодами. Семена же нераскрывающихся плодов, защищенные от неблагоприятных условий плотным футляром, прорастают лишь после его сгнивания. Для многих видов, приспособленных к сухим условиям, характерно ослизнение семенной оболочки (миксоспермия). К слизи прилипают мельчайшие частицы почвы, которые закрепляют семена и предохраняют их от заноса в несвойственные условия среды.

Одной из особенностей многих крестоцветных, значительно повышающей их приспособительные возможности, является гетерокарпия в самых разнообразных ее проявлениях. В одних случаях разнятся части плода (гетероартрокарпия), как это наблюдается у многих видов с двучленными плодами, в других случаях — плоды целиком. Гетерокарпия обеспечивает комбинированные способы распространения, а также более надежную сохранность семян и возможность их прорастания при изменчивых условиях. Одним из примеров комбинированных антропо-, гидро- и анемохории могут служить особенности распространения двучленных плодов *морской горчицы* (Cakile maritima), обитающей на морских побережьях (рис. 32). Обе части плода содержат по одному семени. Верхние членики благодаря сильно развитой

губчатой ткани, снаружи покрытой толстым кожистым слоем, хорошо держатся на воде и разносятся морскими течениями. Нижние членики остаются на стеблях, которые после усыхания отрываются от корня и перекатываются ветром. Поскольку морская горчица часто растет вблизи портов, верхние части ее плодов зачастую вместе с грузом попадают на судна и разносятся на дальние расстояния. Именно таким путем «уроженка» Средиземноморья морская горчица в настоящее время широко распространена за пределами Старого Света и успешно натурализовалась в Америке и Австралии, куда проникла вместе с первыми колонистами. Этому, несомненно, способствовала и ее высокая жизнеспособность, о чем свидетельствует один из любопытных экспериментов природы. В ноябре 1963 г. в Атлантическом океане, в 20 милях южнее Исландии, вследствие извержения подводного вулкана образовался новый остров. Первым сосудистым растением на этом острове оказалась морская горчица, обнаруженная там уже в июле 1965 г. Морскими течениями распространяются также плоды *катрана морского* (Crambe maritima).

Не менее интересно проявление гетерокарпии у *двоякоплодника торчащего* (Diptychocarpus strictus). У этого небольшого однолетника, приуроченного к пустынным местообитаниям, на одном растении развиваются стручки трех видов: верхние, плоские, легко раскрывающиеся двумя створками, затем трудно раскрывающиеся, созревающие гораздо позже, и наконец, самые нижние стручки, не раскрывающиеся, с сильно утолщенными створками и перегородкой. Крылатые семена верхних стручков рассеиваются ветром; трудно раскрывающиеся стручки долго остаются на стебле и полегают вместе с ним; нераскрывающиеся стручки опадают вокруг материнского растения и их семена прорастают лишь при обильных дождях, когда сгнивают окружающие плотные ткани, при этом незащищенные семена верхних стручков гибнут. Среди растений двоякоплодника иногда встречаются экземпляры только с раскрывающимися или только с нераскрывающимися стручками, и это нередко приводит к научным курьезам, когда их относят к другим родам.

Гетерокарпия хорошо выражена также у двух видов *крылотычинника* (Aethionema): у *крылотычинника разноплодного* (A. heterocarpa) верхние стручочки нераскрывающиеся, одногнездные, с уплотненными створками, остальные раскрывающиеся двугнездные; у *крылотычинника мясистого* (A. carneum), наоборот, нераскрывающиеся лишь самые нижние стручочки. Обитатель песчаных пустынь *серпоносик песчаный* (Spirorhyncus sabulosus) у основания побегов имеет веретеновидные плоды, которые, опадая, зарываются в песок. Верхние изогнутые стручки легко отрываются ветром, сцепляются друг с другом и перекатываются клубочками. Подобное наблюдается и у *вайды Буасье* (Isatis boissieri), верхние крылатые стручочки которой разносятся ветром, нижние бескрылые опадают вокруг растения.

Не менее интересна у крестоцветных другая разновидность гетерокарпии — амфикарпия, наблюдающаяся у бразильского *сердечника марьелистного* (Cardamine chenopodiifolia) и *гетерокарпуса фернандесского* (Heterocarpus fernandezianus), произрастающего на островах Хуан-Фернандес. У этих видов наряду с обычными раскрывающимися стручочками верхушечного соцветия развиваются прикорневые клейстогамные цветки, которые, зарываясь в землю, образуют многочисленные односемянные нераскрывающиеся стручочки (геокарпия). При этом надземные соцветия в неблагоприятные годы зачастую не достигают плодоношения, подземные же плоды всегда вызревают.

Многочисленные попытки построения системы семейства крестоцветных не привели к созданию общепринятой системы. Современные системы направлены в сторону укрупнения триб (Аль-Шахбаз, 1973; Аветисян, 1976).

Наиболее примитивные роды крестоцветных входят в трибу телиподиевых (Thelypodieae). У многих из них плоды сидят на гинофоре и тычинки длинные, выставляющиеся из цветка, что сближает крестоцветные с каперсовыми. *Стенлея* (Stanleya), имеющая наиболее примитивные черты, своим обликом увязывается с предполагаемым предком крестоцветных. Телиподиевые распространены преимущественно в притихоокеанской части Северной Америки, в частности в области Скалистых гор. Лишь *долгоног* (Macropodium), произрастающий на Сахалине и на юге Сибири, является единственным представителем трибы вне Американского материка. К Американскому континенту, главным образом к притихоокеанической области Южной Америки и к Центральной Америке, приурочены еще две небольшие трибы крестоцветных — схизопеталовые (Schizopetaleae) с характерными перисторассеченными или бахромчатыми лепестками и кремолобовые (Cremolobeae) с широко или многократно крылатыми двойчатыми плодами.

Наиболее обширна центральная триба гулявниковых (Sisymbrieae), охватывающая основной родовой и видовой состав семейства. Для гулявниковых характерно сильное варьирование формы плодов, общий план строения которых сводится к раскрывающимся и нераскрывающимся стручкам и стручочкам, как с широ-

кой, так и с узкой перегородкой. Главным центром морфологического разнообразия данной трибы является Ирано-Туранская флористическая область, где насчитывается около 80 эндемичных родов. Будучи широко распространенными в умеренной зоне северного полушария, гулявниковые рядом эндемиков, а также космополитными родами представлены в Америке, Африке, Австралии и Новой Зеландии. Следующая по величине триба — капустные (Brassiceae), представители которой резко отличаются от остальных крестоцветных двучленными плодами и продольно сложенными семядолями. Основной центр распространения данной трибы находится в засушливых областях Средиземноморья и прилегающих к ним пустынных зонах Африки и юго-запада Азии. Представителей капустных также можно встретить на различных континентах, но это главным образом возделываемые растения или сорняки.

Остальные трибы крестоцветных географически крайне изолированы и гораздо беднее по составу.

Одним из необычных крестоцветных является единственный представитель трибы принглеевых (Pringleae) — кергеленская капуста, у которой также выставляющиеся тычинки и длинное густое колосовидное соцветие. Кергеленская капуста, названная так из-за крупных мясистых прикорневых листьев, обладающих противоцинготными свойствами, произрастает исключительно на субантарктических островах Кергелен и Крозе, расположенных к югу от Индийского океана. Следующие две трибы известны из Капской области. Одна из них — хамировые (Chamireae) — представлена лишь одним видом — *хамира двулепестниковая* (Chamira circaeoides) с крупными семядолями, которые после прорастания семян не опадают, сильно разрастаются и значительно превосходят по величине стеблевые листья. Вторая южноафриканская триба — гелиофиловые (Heliophileae) с дважды поперечно сложенными семядолями, не встречающимися у других представителей семейства. Особый интерес среди гелиофиловых представляют виды с древовидными стеблями. Есть среди крестоцветных также сугубо австралийская триба — стенопеталовые (Stenopetaleae), главной отличительной чертой единственного рода которой — *стенопеталона* (Stenopetalon) — являются нитевидно-линейные, очень длинные лепестки, во много раз превышающие плотно сжатые чашелистики.

Хозяйственное значение крестоцветных трудно переоценить. Овощные, масличные, кормовые и медоносные культуры имеют среди них наиболее широкую известность, но основная роль принадлежит, конечно, капусте во всем многообразии ее сортов. Капусту возделывали еще в доисторические времена, и первые сведения о ней восходят к неолиту. Многие исследователи, начиная с Ч. Дарвина, считают, что все существующие в настоящее время культурные формы капусты происходят от дикорастущей формы *капусты огородной* (Brassica oleracea), другие — от рассматриваемого в качестве самостоятельного вида *капусты лесной* (Brassica sylvestris), третьи связывают их с целым рядом средиземноморских видов. Ни одно растение в течение нескольких тысячелетий не дало человеку столь обширного материала для отбора, как капуста. Наибольшей популярностью пользуется капуста огородная, множество форм и сортов которой возделывают на всех континентах. Из них капуста кочанная — основное пищевое растение стран умеренных широт. Неоспоримы вкусовые качества таких сортов, как кольраби, цветной капусты и ее разновидности брокколи. Многие местные сорта особо предпочитаются населением отдельных стран. Так, одними из древнейших культурных растений, возделываемых в Китае и Японии, являются *капуста китайская* (B. chinensis) и *капуста пекинская* (B. pekinensis).

Как овощные растения среди крестоцветных широко известны также различные сорта редьки и *редиса* (Raphanus sativus), как острые приправы — *хрен* (Armoracia rusticana) и *горчица сарептская* (Brassica juncea). Одной из возделываемых садово-огородных культур является кресс-салат, в больших масштабах выращиваемый на Кавказе. В качестве салата употребляют также ряд дикорастущих крестоцветных, как, например, *ложечница* (Cochlearia), *индау* (Eruca sativa), *сурепка* (Barbarea vulgaris), *жеруха* (Nasturtium officinale) и многие другие, а *пастушью сумку* (Capsella bursa-pastoris) уже более 100 лет в Китае разводят как овощ. Молодые побеги и черешки листьев *катрана морского*, или *морской капусты* (Crambe maritima), часто употребляют подобно спарже, а в Средней Азии из корней *катрана Кочи* (C. kotschyana) изготавливают муку, из которой выпекают лепешки.

Большое хозяйственное значение имеет ряд возделываемых масличных культур: *рапс* (Brassica napus var. napus), горчица сарептская, *горчица черная* (Brassica nigra), *горчица белая* (Sinapis alba), *рыжик* (Camelina sativa), *катран абиссинский* (Crambe abyssinica). Из них в умеренных широтах наиболее урожайное масличное растение — рапс, семена которого содержат до 50% масла. Оно имеет сугубо техническое применение — его используют при закалке сталей, после специальной обработки оно хорошо вулканизируется, образуя каучукообразную массу (фактис), которую применяют для смягчения твердых каучуков и изготовле-

ния карандашных резинок. Масло горчицы сарептской имеет пищевое применение, главным образом в кондитерской и хлебопекарной промышленности и при изготовлении маргарина и консервов, а порошок (жмых) представляет собой столовую горчицу. Рыжик — единственное культурное растение среди крестоцветных, дающее полувысыхающее масло. Его используют в мыловарении, для изготовления олифы и как смазочное для тракторов. В США как жиромасличное вводится в культуру высокоурожайная *лекерелла Фендлера* (Lesquerella fendleri), семена которой не осыпаются и поддаются уборке комбайном. Ее в засушливых районах рекомендуют даже вместо пшеницы. Большинство масличных культур одновременно являются прекрасными медоносами. Немало медоносных и эфиромасличных растений есть и среди дикорастущих крестоцветных.

Такие ценные кормовые растения, как *брюква* (Brassica napus var. napobrassica), репа и *турнепс* (Brassica rapa), также принадлежат к крестоцветным. Кроме того, в качестве зеленых кормов высевают кормовую капусту, рапс и пергу (гибрид рапса и кормовой капусты).

Многие крестоцветные благодаря высокому содержанию витаминов, особенно витамина С, имеют широкое применение в народной медицине. В траве некоторых видов *желтушника* (Erysimum) содержится эризимилактон, который используют в сердечных препаратах. Сильное кровеостанавливающее действие оказывает пастушья сумка — одно из популярных растений в тибетской и китайской медицине. Из листьев *вайды красильной* (Isatis tinctoria, табл. 10) получают краску индиго. В цветоводстве из крестоцветных широко известны различные сорта *левкоя* (Matthiola incana), а также некоторые виды *бурачка приморского* (Alyssum), используемые при оформлении клумб и как бордюрные растения. Многие дикорастущие виды также высокодекоративны, чем заслуживают к себе особого внимания. В то же время среди крестоцветных есть и злостные сорняки, требующие специального режима борьбы.

## СЕМЕЙСТВО РЕЗЕДОВЫЕ (RESEDACEAE)

Резедовые — семейство преимущественно средиземноморское и ирано-туранское; их главная область распространения находится в Средиземноморье и простирается от Канарских островов на западе до Северо-Западной Индии на востоке. Некоторые представители семейства, однако, заходят далеко на север (до 60° с. ш. в Европе), а в Африке достигают Капской области (род *олигомерис* — Oligomeris). Один вид рода олигомерис встречается на юго-западе Северной Америки. В семействе насчитывается 6 родов и около 75 видов. Наиболее крупным родом является род *резеда* (Reseda), в состав которого, по данным монографов семейства М. Абдаллы и Х. де Вита (1967—1968), входит 55 видов. На территории СССР долгое время был известен лишь род резеда в составе 9—10 видов, пока в 1952 г. в Туркмении близ города Казанджика, в урочище Джекирдекли («Зеленая долина»), ботаником А. Д. Пятаевой не был найден южноиранский вид рода *хомалодискус* (Homalodiscus) — *хомалодискус желтоватый* (H. ochradeni, табл. 10). Дальнейшие наблюдения показали, что это редчайшее растение нашей флоры нуждается в охране, так как за последние 20—25 лет численность популяций хомалодискуса сократилась в 8—10 раз.

К резедовым относятся одно- и многолетние травы, полукустарники и редко кустарники. К последним относятся представители североафриканских родов *охраденус* (Ochradenus) и *рандония* (Randonia).

Листья у резедовых очередные, цельные или перистораздельные с мелкими прилистниками в виде железок. Цветки в кистях или колосьях, без прицветничков и иногда без прицветников, зигоморфные, обоеполые или реже однополые, иногда полигамные, как, например, у *охраденуса ягодного* (O. baccatus), где в верхней части кисти находятся мужские цветки, а в нижней — женские и наряду с ними цветки обоеполые. В цветках обычно имеется короткий андрогинофор — удлинение цветочной оси, несущее на верхушке андроцей и гинецей (иногда андрогинофор не выражен). Чашелистиков и лепестков обычно 4—8, свободных, иногда лепестки отсутствуют или их 2. Признаки, связанные с венчиком, являются весьма своеобразными особенностями резедовых. Прежде всего необходимо отметить окраску лепестков, которая бывает очень разнообразной даже в пределах вида: желтой, желтоватой, зеленоватой, белой, иногда с красноватым налетом, а у культурных форм встречаются лепестки красные или коричневые. Но еще более удивительной является форма лепестков, поразительно разнообразная даже в пределах одного и того же цветка. Очень часто верхние лепестки бывают до неузнаваемости отличными от нижних; часто пластинка лепестков оказывается более или менее расщепленной на длинную верхушечную долю и боковые меньшие «губы». Последние, в свою очередь, нередко являются надрезанными и по форме различными: то полулунными, то слабоволнистыми, то до основания рассеченными, а иногда редуцированными до зубчиков. Тычинок 3—40, число тычинок может колебаться даже в пределах одного и того же вида. У некоторых видов часть тычинок оказывается

превращенной в стаминодии. Под андроцеем развит однобокий нектарный диск, который образуется на задней (адаксиальной) стороне андрогинофора, как у клеоме и поланизии из каперсовых. Гинецей паракарпный из 2—7 (чаще 3—6) плодолистиков, которые более или менее срастаются между собой, но при этом наверху они остаются открытыми; иногда часть плодолистиков оказывается стерильной; рыльца всегда сидячие. Завязь с 10—18 или реже с 1—2 семязачатками. Наиболее распространенным типом плода у резедовых является нераскрывающаяся (но более или менее открытая у верхушки) коробочка, заполненная мелкими семенами. Оригинальная структура плода наблюдается у *астрокарпуса* (Astrocarpus) и *кайлусеи* (Caylusea), где плодолистики еще в цветке остаются свободными, а при плодоношении звездообразно растопыренными. Помимо названных сухих плодов, у некоторых резедовых (как, например, у охраденуса ягодного) плоды мясистые, ягодовидные.

Семена у резедовых мелкие, гладкие или шероховатые, бугорчатые. В области рубчика часто развивается особый придаток (элайосома) из мясистой ткани, богатой жировыми веществами, слизью и кристаллами оксалата кальция. Эта ткань привлекает муравьев, растаскивающих семена и таким образом способствующих распространению растения, что наблюдается, например, у некоторых видов резеды.

У многих видов пустынных резедовых имеются особые биологические приспособления к жизни в этих условиях. Так, у того же *охраденуса ягодного*, а также у *рандонии африканской* (Randonia africana) в засушливый летний период листья быстро опадают и функцию ассимиляции берут на себя зеленые веточки безлистного растения. Кроме того, концы веточек у некоторых видов высыхают и заостряются и веточки превращаются в колючки.

Резедовые не играют большой роли в практической деятельности человека, но том не менее они находят разнообразное применение. Ряд видов резедовых (например, *резеда желтенькая* — R. luteola) содержит желтое красящее вещество лутеолин, а также синий пигмент. Некоторые виды находят применение в народной медицине против укусов змей, а также против нарушения работы выделительных органов. Молодые листья некоторых видов резеды могут употребляться в пищу как заменители салата, а семена резеды желтенькой, как и ряда других видов, кроме того, содержат жиры. Вегетативные части рандонии африканской охотно поедают верблюды, скот ест также траву резеды желтенькой и *резеды белой* (R. alba). В листьях (в фазе цветения и плодоношения ряда видов резеды) содержится значительное количество витамина С, а в семенах более 30% жирного масла, включающего более 400 мг % витамина Е и могущего найти применение в лакокрасочной промышленности. Названные виды резеды и ряд других, кроме того, являются хорошими медоносами. Но, пожалуй, наибольшее значение или, во всяком случае, наибольшую известность имеют виды декоративного характера в лице своего «лидера» — известной *резеды душистой* (R. odorata), обладающей удивительно ароматными цветками с самой разнообразной окраской лепестков и культивирующейся в массе сортов. Это растение содержит также эфирное масло, находящее применение в парфюмерии.

Однако имеются и «вредные» представители резедовых. Так, семена *кайлусеи абиссинской* (C. abyssinica), попадая в размолотом виде в муку, сообщают горький вкус выпеченному из нее хлебу.

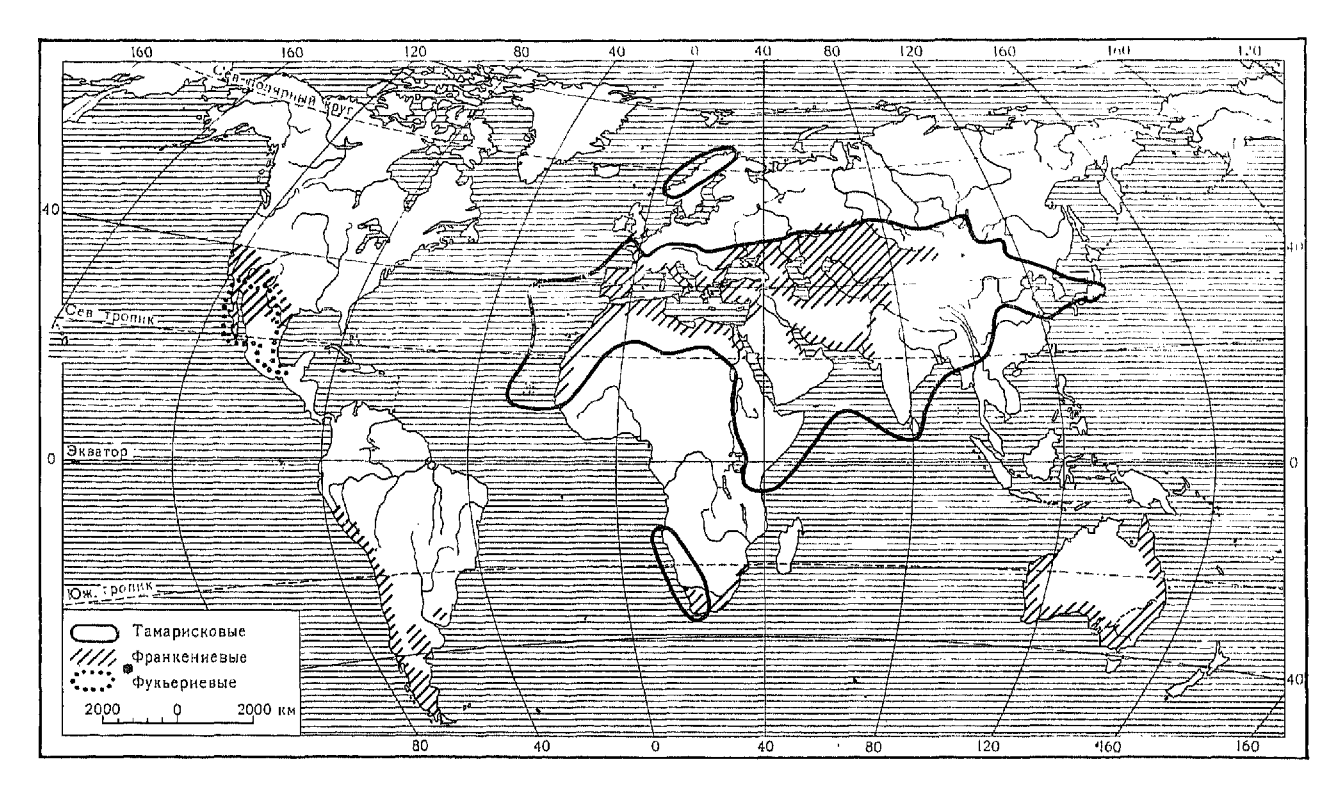
## ПОРЯДОК ТАМАРИСКОВЫЕ (TAMARICALES)

### СЕМЕЙСТВО ФРАНКЕНИЕВЫЕ (FRANKENIACEAE)

К семейству франкениевых принадлежат 4 рода и около 90 видов, распространенных на побережье морей и соленых озер в субтропических и теплых сухих районах всех континентов, кроме Антарктиды. Наибольшая концентрация видов на побережьях Средиземного моря, Атлантической Европы, в Западной Азии, на Канарских островах, на западном и юго-западном побережьях Африки и Австралии (более половины видов рода), несколько видов произрастает в Калифорнии и Южной Америке (карта 5). В Азии франкениевые доходят до Монголии и Пенджаба.

Самый широкий ареал имеет наиболее крупный род (около 80 видов) — *франкения* (Frankenia). Четыре вида рода *антобриум* (Anthobryum) эндемичны для Кордильер Боливии, Северного Чили и Аргентины, остальные два рода семейства имеют ограниченные ареалы — *гиперикопсис* (Hypericopsis, 1 вид) — в Южном Иране и *нидерлейния* (Niederleinia, 3 вида) в Патагонии (рис. 33). Произрастающая на острове Св. Елены кустарниковая *франкения портулаколистная* (F. portulacaefolia) иногда выделяется в отдельный монотипный род *бетсония* (Beatsonia).

Большинство франкениевых — многолетние, реже однолетние травы, сильно разветвленные




Карта 5. Ареалы семейств порядка тамарисковые.

полукустарнички, до подушковидных (антобриум — Anthobryum, рис. 34), иногда достигающие в диаметре 3—5 м (нидерлейния), или кустарники. Они встречаются на засоленных местах, иногда песчаных, глинистых степных пространствах, изредка на скалистых участках, как, например, эндемичная *франкения помонская* (F. pomonensis) на доломитах в Юго-Западной Африке (Намибия), реже в высокогорьях до 4000 м над уровнем моря (антобриум). Почти космополитный вид *франкения припудренная* (F. pulverulenta) может вести себя как сорняк на полях и пастбищах и, по-видимому, отчасти обязана своим широким распространением человеку и животным.

Франкениевые — ксерофильные и галофильные растения. Для них характерны солевыделяющие желёзки, отложения карбонатов и оксалатов кальция в листьях и стебле, сочлененные ветви. Листья франкениевых супротивные, перекрестнопарные, плоские или эрикоидные, обычно мелкие, ксероморфные.

Цветки мелкие, одиночные, сидячие в развилках ветвей или образующие густые олиственные верхоцветные полузонтики, розовые или фиолетовые, обычно обоеполые, но нидерлейния и некоторые австралийские франкении двудомные или полигамно-однодомные растения. Чашелистиков 4—7, сросшихся в трубку с короткими долями; трубка обычно угловатая, иногда скрученная. Лепестков 4—7, длинноноготковых, свободных или спаянных, каждый ноготок с чешуевидным придатком на внутренней стороне; наиболее крупные лепестки у гиперикопсиса — длиной до 8—12 мм, у видов франкении вдвое меньше. Тычинок от 3 до 8 (обычно 5—6), но у гиперикопсиса их число колеблется от 16 до 24, свободных или слегка сросшихся и часто уплощенных к основанию. Свое название гиперикопсис получил благодаря многочисленным тычинкам, напоминающим андроцей зверобоя (Hypericum). Гинецей из 3, реже 2 или 4—5 плодолистиков, завязь 1-гнездная, с 2—5 (у нидерлейнии с 1) париетальными плацентами; столбик тонкий, с числом ветвей, равным числу плацент; на каждой плаценте 2—3 или много семязачатков. Плод — локулицидная коробочка, заключенная в остающуюся чашечку. Семена с прямым зародышем в середине мучнистого эндосперма.

Некоторые виды франкении характеризуются высоким содержанием солей, благодаря чему находят разнообразное применение. Из золы чилийского кустарника *франкении Бертеро* (F. berteroana) аборигены добывали поваренную соль. *Франкению вересколистную* (F. ericifolia) на Канарских островах и островах Зеленого Мыса используют для получения яда для

рыб. *Франкения крупнолистная* (F. grandifolia), распространенная на побережье Калифорнии и в пустынях до Аризоны и Сьерры-Невады, кроме хлоридов натрия и магния (28%), содержит смолы, танины, дубильные вещества (3—6%), пектиновые вещества, крахмал и слизь. Жидкие экстракты из нее используют как противовоспалительное средство для полоскания горла и инъекций при хронических катарах.

## СЕМЕЙСТВО ТАМАРИСКОВЫЕ (TAMARICACEAE)

В семействе 3 рода и 85 или более видов, распространенных в Евразии и Африке, главным образом в Средиземноморье и в аридных областях Азии. На севере представители семейства доходят до северного побережья Скандинавского полуострова, а на востоке — до Китая (карта 5). Это небольшие вересковидные деревья или чаще кустарники, реже полукустарники. Листья очередные, мелкие, обычно чешуевидные или шиловидные, реже плоские, часто мясистые. Цветки обычно мелкие, в кистях или колосьях, реже более крупные (диаметром до 3 см), одиночные (*реомюрия* — Reaumuria). Чашелистиков 4—5, редко 6, свободных или реже более или менее сросшихся. Лепестки в одинаковом числе с чашелистиками, свободные, у реомюрии и *тамариска* (Tamarix) прикреплены к мясистому нектарному диску. У родов тамариск (рис. 35) и *мирикария* (Myricaria) тычинок 4—10 (редко 12—14), свободных или более или менее сросшихся нитями, но у рода реомюрия (рис. 36) тычинки многочисленные, свободные или более или менее сросшиеся в 5 пучков. Тычинки прикреплены к диску или под диском. Гинецей тамарисковых из 5—2 (чаще всего 4—3) плодолистиков, со свободными или сросшимися у основания столбиками (у мирикарии рыльце сидячее) и с 2 — многими семязачатками на каждой париетальной плаценте. Плод — локулицидная коробочка. Семена покрыты длинными одноклеточными волосками (реомюрия) или же семена голые и только наверху с волосистой остью. У реомюрии имеется скудный эндосперм, но у остальных двух родов семена без эндосперма.

Реомюрия относительно самый примитивный род в семействе тамарисковых. В роде реомюрия 13 видов, распространенных от Алжира и острова Сицилия до среднего течения реки Хуанхэ в Китае. Виды реомюрии — галофиты, произрастающие в наиболее засушливых местах. Несмотря на такую экологическую специализацию реомюрии, в строении ее репродуктивных органов сохранились некоторые признаки относительной примитивности.

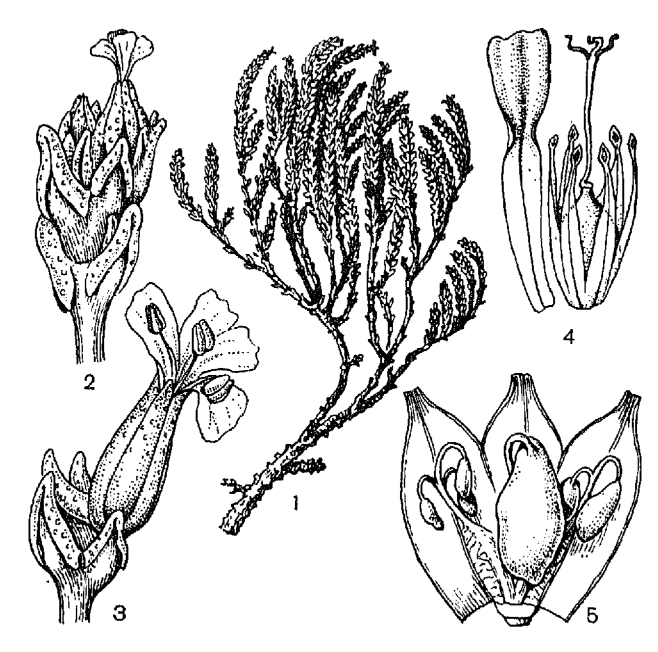



Рис. 33. Нидерлейния можжевельниковидная (Niederleinia juniperoides):

*1* — фрагмент цветоносного побега; *2* — соцветие с женскими цветками; *3* — мужской цветок; *4* — лепесток, пестик и стаминодии; *5* — фрагмент женского цветка с завязью и редуцированными тычинками.

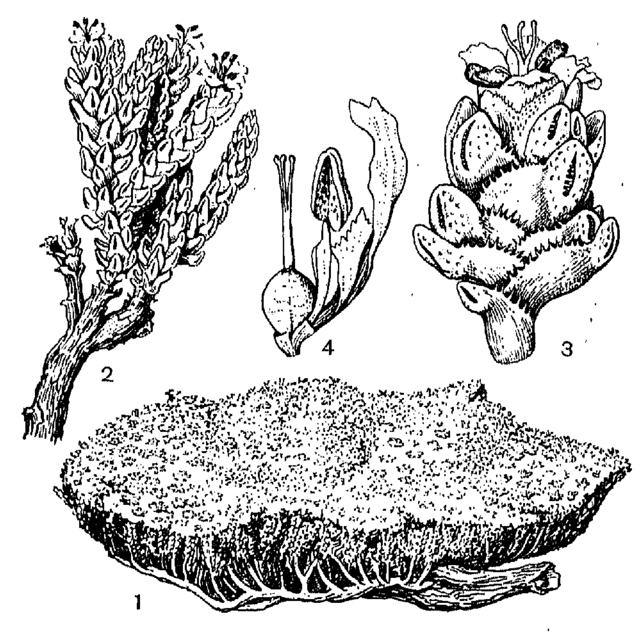



Рис. 34. Антобриум трехтычиночный (Anthobryum triandrum);

*1* — общий вид растения; *2* — ветвь; *3* — верхняя часть побега с цветком; *4* — лепесток, тычинка, пестик.

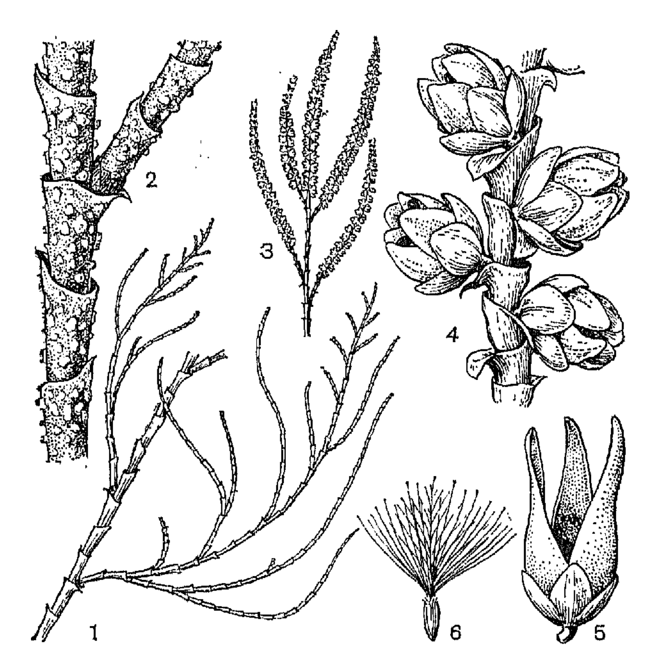



Рис. 35. Тамариск безлистный (Tamarix aphylla):

*1* — фрагмент вегетативного побега; *2* — участок ветви; *3* — соцветие; *4* — фрагмент соцветия; *5* — зрелая коробочка; *6* — семя.

Рис. 36. Реомюрия очереднолистная (Reaumuria alternifolia):

*1* — нижняя часть стебля с нецветущими побегами; *2* — верхняя часть стебля во время цветения; *3* — цветок; *4* — гинецей; *5* — тычинки; *6* — фрагмент растения во время плодоношения (закрытая и раскрывшаяся коробочки); *7* — семя.

Роды тамариск и мирикария значительно более специализированы, чем реомюрия. Тамариск насчитывает более 60 видов, распространенных от Канарских островов и Северо-Западной Франции до Северо-Восточного Китая. Наиболее характерны тамариски для Средиземноморской и Ирано-Туранской флористических областей. Но, кроме того, 2 вида тамариска встречаются в Кении и Танганьике, а один вид — в Южной и Юго-Западной Африке.

В роде мирикария около 10 видов, встречающихся от Западной Европы и Фенноскандии до Тибета и Юго-Западного Китая. *Мирикария германская* (M. germanica), распространенная в Европе и в Западной Азии, достигает северного побережья Скандинавского полуострова, а наиболее южный вид *мирикария розовая* (M. rosea) распространена от Непала до Юньнани.

В строении тамарисковых отчетливо видны признаки приспособления к жарким сухим условиям произрастания и к засоленным гипсоносным, песчаным или глинистым почвам. Корни тамариска иногда могут проникать на глубину до 30 м, а в горизонтальном направлении достигать в длину 50 м и образовывать придаточные почки, например, при погребении растения движущимися дюнами. Листья тамарисковых защищены толстой кутикулой. У видов рода тамариск, так же как у реомюрии, имеются солевыделяющие желёзки. Интересной особенностью тамариска является поперечное по отношению к направлению жилок листа расположение устьиц. Они глубоко погружены в кожицу листа и соприкасаются с внешней средой посредством узкого канала.

Многие виды тамариска исключительно устойчивы к высокой засоленности почвы, а иногда даже облигатно приурочены к солончакам и солонцам. Так, в районе Мертвого моря 2 вида тамариска (*тамариск Оше* — T. aucheriana и *тамариск крупноплодный* — T. macrocarpa) произрастают на почвах с количеством хлоридов свыше 8%. Считается, что от избытка солей растения освобождаются с помощью специальных желёзок — гидатод, и налет солей, иногда в виде корочки, виден даже невооруженным глазом на листоветках многих тамарисков. Другой приспособительной особенностью является высокое (свыше 40% сухой массы) содержание в тканях неорганических водорастворимых веществ. Высокое осмотическое давление клеточного сока в тканях дает возможность поступления влаги из засоленной почвы. Однако целый ряд видов тамариска растет на незасоленных грунтах.

Практическое использование тамариска связано с его высокими декоративными качествами — разнообразием окраски как цветков, так

и изящной мелкой листвы (от желтовато-зеленой до голубоватой), длительностью цветения, засухоустойчивостью, неприхотливостью к почвенным условиям, устойчивостью к засоленности почвы. На всех континентах в культуру вошли такие виды, как *тамариск французский* (T. gallica), *тамариск метельчатый* (T. ramosissima) и др. В Африке широко культивируется *тамариск безлистный* (T. aphylla, рис. 35), который нередко является единственной древесной породой в пустынных районах.

Благодаря высокому содержанию танинов (особенно в галлах, характерных для многих видов,— до 47—50%), полифенолов и других дубильных и красящих веществ виды тамариска находят применение в кожевенной промышленности и, кроме того, в медицине. Интересно отметить, что с тамариска (именно с *тамариска манноносного* — Tamarix mannifera) в пустынях Палестины местные жители собирали «манну», упоминаемую в Библии. Манна представляет собой белое вещество, падающее с ветвей тамариска, образуется из затвердевших сладких выделений тлей (Trabutina mannipara, Najacoccus serpentinus), живущих колониями на тамариске.

Псаммофильные виды тамариска используют с целью защиты от размыва и обвалов берегов соленых озер и морей, например, на Южном берегу Крыма. Более 120 лет назад (1855) предлагались посадки тамарисков на засоленных приморских песках в окрестностях Одессы. На восточном побережье Средиземного моря тамариск используют как ветрозащитную породу. Виды тамариска рекомендовали для укрепления берегов Каракумского канала в Туркмении. Некоторые виды с небольшим содержанием танинов являются хорошими пастбищными растениями.

Виды мирикарии издавна используют для декоративного садоводства, кроме того, некоторые из них богаты витамином С. Однако имеются сведения о ядовитости *мирикарии прицветниковой* (M. bracteata). Этот вид, содержащий значительное количество дубильных веществ, использовали как краситель, а также в народной, в частности тибетской, медицине при лечении ревматизма и других болезней.

Виды тамариска могут оказаться опасными конкурентами важных для человека растений, истощать водные ресурсы почвы, способствовать ее засолению и т. д. Расход воды через транспирацию очень высок, например, у африканских видов рода. Десалинизация глубоких слоев почвы в сообществах тамариска может приводить к засолению ее верхних горизонтов, так как поверхность почвы ежегодно покрывается слоем опавших веточек тамариска с высоким содержанием солей.

## СЕМЕЙСТВО ФУКЬЕРИЕВЫЕ (FOUQUIERACEAE)

Семейство фукьериевых, включающее 1 род *фукьерия* (Fouquieria) и около 10 видов, — одно из эндемичных семейств Мадреанской флористической области. Его ареал занимает юго-запад США и Западную Мексику (карта 5). Наиболее широко распространенный вид *фукьерия блестящая*, или *окотилло* (F. splendens, рис. 37), занимает почти всю эту территорию, достигая на севере Техаса, Аризоны и Южной Калифорнии, в то время как остальные виды имеют небольшие ареалы.

Фукьериевые — ксерофильные колючие кустарники, или небольшие деревья (подрод фукьерия), или же своеобразные суккулентные деревья, достигающие в диаметре 20—60 см у основания, то резко суженные на высоте 1—5 м и несущие многочисленные горизонтальные деревянистые колючие ветви (подрод бронния — Bronnia), то колонновидные, обычно не ветвящиеся, постепенно суженные к верхушке, иногда достигающие в высоту 23 м (подрод идрия — Idria, табл. 11). Относящийся к последнему подроду единственный вид *фукьерия колончатая* (F. columnaris) выделялся иногда в качестве самостоятельного рода идрия. Это удивительное растение нередко описывается в книгах, посвященных ботаническим курьезам, так как оно поражает всех своим обликом. Журналисты окрестили его «самым эксцентричным деревом Америки», «прихотливым кошмаром колдовских садов Нижней Калифорнии» и т. д. Его узкоконический вертикальный ствол, напоминающий гигантскую перевернутую морковь, не ветвится или изредка дает 2—3 ветви, растущих прямо вверх или странно изогнутых, усеянных короткими колючими безлистными веточками, усаженными в августе — сентябре маленькими желтовато-белыми цветками. Фукьерия колончатая — самое высокое дерево Сонорской пустыни, но растет оно крайне медленно, по некоторым подсчетам, прирост в высоту составляет около 4,5 см в год. Ботаники Аризонского университета И. Гастингс и Р. Тёрнер определили возможный возраст некоторых деревьев в 700—800 лет. Древесина этого растения мягкая и губчатая из-за высокого развития коры и ксилемной паренхимы, которые являются водозапасающими тканями, что благоприятствует его процветанию в пустыне Сонора и каменистой пустыне центральной части Калифорнийского полуострова. Устойчивость растений обеспечивается внутренним тургорным давлением, и во время засухи, когда тургор понижается, боковые стволы и даже центральный могут изгибаться вниз. В случае гибели растения сохраняется только небольшая наружная склери-

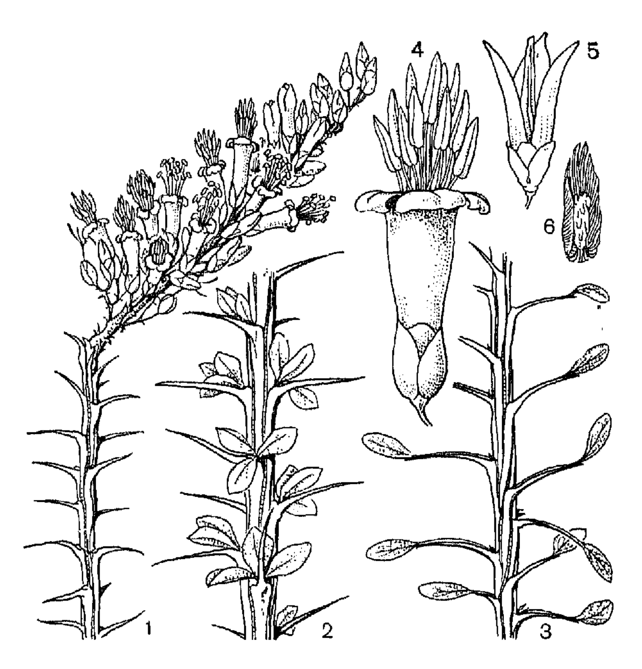



Рис. 37. Фукьерия блестящая (Fouquieria splendens):
*1* — верхушка стебля с метельчатым соцветием; *2* — облиственный участок стебля с укороченными побегами и сидячими листьями; *3* — фрагмент молодого побега с длинночерешковыми листьями; *4* — цветок; *5* — раскрывшаяся коробочка; *6* — семя, покрытое спутанными цилиндрическими волосками.

фицированная часть коры и внутри полого ствола могут поселяться пчелы. Сообщается, что в окрестностях города Пунта-Приета некоторые жители зарабатывают на жизнь только тем, что собирают мед из фукьерии колончатой; по их словам, большое дерево нередко содержит до 100 кг меда.

Большинство видов фукьерии — маленькие кустарниковидные деревья, степень ветвления которых обычно зависит от внешних условий, в особенности влажности почвы. Некоторые виды имеют очень своеобразный канделябровидный габитус — приземистый ствол несет пучок прямых колючих восходящих ветвей, равномерно утолщенных по всей длине, похожих на торчащие кисти рук. Такова, например, фукьерия блестящая (рис. 37). Колючки этого вида служат защитой от травоядных животных, и под влиянием выпаса численность его популяций может возрастать вследствие уничтожения скотом конкурентов. Бо́льшую часть года растения остаются безлистными, но в период дождей обильно покрываются листвой почти от основания, так что кажутся мохнатыми.

Листья фукьерии очередные, цельнокрайные, голые, с наступлением сухого сезона опадающие, двух типов (рис. 37, *2*, *3*): на длинных побегах длинночерешковые, а на коротких побегах, развивающихся в пазухах опавших при засухе длинночерешковых листьев, сидячие, в пучках по 2—6 (10). Необычным является то, что черешок не опадает вместе с листом, а остается на главном стебле, засыхает и превращается в острую колючку длиной 1,5—2,5 см. Жесткая волокнистая ткань колючки продолжается вниз в кору стебля, образуя низбегающие гребни. После разрастания стебля эти гребни разрастаются и сереют, а промежуточные участки, заполненные хлорофиллсодержащей тканью, остаются зеленоватыми, так как покрыты смолистой прозрачной внешней корой (перидермой), хорошо защищающей стебель от потерь влаги. Стебель фукьерии является главным фотосинтезирующим органом, сохраняющим жизнеспособность в продолжительные засушливые периоды, когда растения остаются без листьев. Развитие длинных побегов требует большого расхода воды и энергии, в то время как листья коротких побегов возникают даже после кратковременных дождей, но в засуху опадают. В некоторые годы у фукьерий происходит 5—6 смен листьев в течение года.

Цветки в верхушечных метелках, обоеполые, с 3 крупными пленчатыми прицветниками, играющими защитную роль для развивающегося соцветия. Чашелистиков 5, свободных, неравных, с широким перепончатым краем и толстой кутикулой, предохраняющими внутренние части цветка в бутоне. Лепестков 5, сросшихся в трубку, трубка от цилиндрической до блюдцевидной, с 5 черепитчатыми долями, согнутыми или отклоненными, белая, кремовая, алая или темно-красная длиной от 4 до 36 мм. Тычинок у большинства видов 10, у остальных 4 видов их число варьирует от 10 до 23 даже в одном соцветии. Тычиночные нити покрыты внизу одноклеточными волосками; эти волоски соприкасаются с поверхностью завязи, основание которой выделяет нектар, и благодаря капиллярным силам нектар в трубчатых цветках поднимается на 2—5 мм выше завязи, что, по мнению некоторых ботаников, защищает завязь от опасности повреждения клювами колибри, посещающих цветки фукьерии. В цветках с более короткой открытой трубкой венчика волоски заполняют центральную часть цветка и, возможно, способствуют ограничению испарения нектара. Гинецей состоит из 3 плодолистиков с неполными перегородками, образованными интрузивными плацентами, несущими по 4—6 семязачатков. По мере созревания плода края плацент, несущие семязачатки, срастаются в треугольную колонку, а остальные части плацент разрушаются. В результате париетальная плацентация превращается в колончатую (свободную центральную). Плод — локулицидная коробочка, раскрываю-

щаяся 3 створками. Семена мелкие, плоские, ванными одноклеточными волосками, с тонким маслянистым эндоспермом.

Цветение большинства видов фукьерии происходит в конце зимнего сезона дождей. Цветки хорошо приспособлены к опылению как насекомыми, так и птицами. Виды фукьерии с красными цветками опыляются колибри, причем, по данным американских ботаников К. и В. Грант (1968), наиболее широко распространенная фукьерия блестящая служит важным источником нектара для многих видов колибри. Эти виды посещаются также пчелами. Соцветия *фукьерии Охотерены* (F. ochoterenae), оканчивающие крепкие веточки, торчащие вдоль стебля, посещаются более крупными птицами — желтым дубоносом и голубями, которые, усаживаясь на веточках, питаются нектаром и пыльцой. Виды, имеющие короткотрубчатые цветки, опыляются насекомыми.

Легкие крылатые семена фукьерии распространяются ветром и прорастают в начале летнего сезона дождей. В благоприятных условиях в конце июля можно наблюдать огромное число проростков, однако лишь очень немногие из них выживают до следующего лета.

Практическое значение фукьериевых очень небольшое. Кору мексиканского вида *фукьерии Макдугала* (F. macdougalii) используют в качестве заменителя мыла, а окотилло — местами для живых изгородей, для облесения аридных территорий.

## ПОРЯДОК ИВОВЫЕ (SALICALES)

### СЕМЕЙСТВО ИВОВЫЕ (SALICACEAE)

Семейство ивовых включает около 400 видов, входящих в состав трех родов: *тополь* (Populus, 25—30 видов), *ива* (Salix, 350—370 видов) и *чозения* (Chosenia, 1 вид). Подавляющее большинство видов семейства ивовых принадлежит умеренному климату. В тропики проникли лишь единичные виды ив и тополей; значительно больше видов (только ив) проникло в Арктику и в высокогорья. Только 2 вида ив заходят в умеренную зону южного полушария (один в Африке и другой в Южной Америке). В остальном семейство приурочено к северному полушарию. Наиболее богата видами ив и тополей Азия, за ней идет Северная Америка; в Европе видов меньше, а в Африке совсем мало.

Все ивовые светолюбивы и влаголюбивы, хотя и в разной степени. Тополя — всегда деревья. Среди ив есть как высокоствольные деревья, так и кустарники и мелкие кустарнички. Однако даже самые карликовые арктические и альпийские виды все же не стали травами.

Ивовым свойственны цельные листья, обычно с прилистниками, расположенные очередно (у некоторых ив бывают листья попарно сближенные). Все ивовые двудомны и имеют однополые цветки; обоеполые экземпляры встречаются только как аномалия. Соцветия, обычно называемые сережками, представляют собой колос или же кисть с очень укороченными цветоножками и мягкой, часто поникающей осью (рис. 38, 39); у мужских экземпляров после цветения, а у женских после созревания и рассеивания семян сережки целиком опадают. Цветки сидят в пазухах прицветных чешуй (прицветников), цельных у ив и чозении и обычно бахромчато-надрезанных у тополей. У ив и чозении цветки сидячие, у тополей — на цветоножках, к которым прирастает основание прицветной чешуи. Цветки ив лишены околоцветника; вместо него 1—3 маленькие медовые желёзки (нектарника). У тополей нектарников нет, но есть бокальчатый околоцветник. У чозении нет ни нектарников, ни околоцветника. Тычинок в цветке у ив 1—12 (у большинства видов — 2), у чозении — 3—6, у тополей — от 6 до 40. У тополей и чозении пыльца сухая и разносится ветром; у ив пыльца липкая и опыление осуществляется насекомыми. Гинецей у ив и чозении из 2, у тополей из 2—4 плодолистиков, при созревании становится сухой коробочкой, растрескивающейся по срединной линии плодолистиков. Семена мелкие (длиной 1—2 мм), имеют очень тонкую полупрозрачную оболочку и заключают в себе прямой зародыш из двух плоско прилегающих друг к другу семядолей, крохотной почечки между ними и подсемядольного колена (гипокотиля). Все части зародыша содержат хлоропласты, но почти никаких запасов питательных веществ нет. Семена снабжены хохолком из тонких волосков и легко разносятся ветром на значительные расстояния.

Попадая на влажный грунт, семена прорастают очень быстро — обычно в первые же сутки, а в теплую погоду иногда в течение немногих часов (на холоде прорастание может задерживаться). Зародыш быстро набухает и выходит из оболочки семени. На кончике гипокотиля образуется венчик тонких волосков, которые притягивают кончик гипокотиля к земле и ставят зародыш вертикально; после этого быстро начинает расти корешок, а семядоли расходятся, открывая почечку. Развитие проростка

обычно также идет быстро, и за первый год жизни сеянцы многих ив и тополей могут достигнуть в высоту 30—60 см и даже 1 м. У арктических ив рост резко замедлен и годовалые сеянцы могут быть высотой в несколько миллиметров.

Обладая таким преимуществом, как быстрота прорастания, семена ив, тополей и чозении вместе с тем имеют и существенный недостаток: они, как правило, сохраняют всхожесть не долее 3—4 недель; только на холоде всхожесть может сохраняться дольше.

Относительно самым примитивным родом ивовых считается тополь. Среди тополей легко различается 7 очень естественных групп, которым разными авторами по-разному придается систематический ранг подродов или секций. Мы рассмотрим эти группы раздельно.

Осины — это наиболее широко распространенная группа, состоящая из 5 видов: трех в Евразии и двух в Северной Америке. Осины отличаются тем, что их почки и листья не выделяют смолы, пластинки листьев широкие и по краям обычно волнисто-зубчатые, а черешки длинные, отчего листья осин трепещут уже при легком дуновении ветра (откуда и латинское название Tremula — дрожащая). Прицветные чешуи осин обычно черные, бахромчато рассеченные и густо опушенные длинными волосками. Гинецей из 2 плодолистиков, коробочка маленькая, узкая и гладкая.

Все осины — лесные деревья, образующие чистые или же смешанные с другими породами древостои. Осины быстро заселяют площади, обезлесенные в результате рубок или других причин, но они сравнительно недолговечны (очень редко достигают столетнего возраста) и постепенно вытесняются теневыносливыми и более долговечными породами. В отличие от большинства других тополей, свежих речных наносов осины обычно не заселяют и потому распространены преимущественно во внепойменных условиях.

Осины дают обильную поросль от корней, которые обычно располагаются неглубоко. Если срубить старую осину, то развитие поросли вокруг ее пня пойдет особенно интенсивно. Благодаря этому часто целые группы или рощи осин представляют собой один клон, что обычно легко заметить, особенно весной. Осины весьма разнообразны по цвету коры ствола, характеру ветвления, опушению и окраске молодых листьев, размерам и зубчатости зрелых листьев, по срокам весеннего распускания почек. Все деревья, принадлежащие одному клону, похожи друг на друга, но заметно отличны от деревьев другого клона.

Самую большую область распространения среди всех тополей (и одну из самых больших

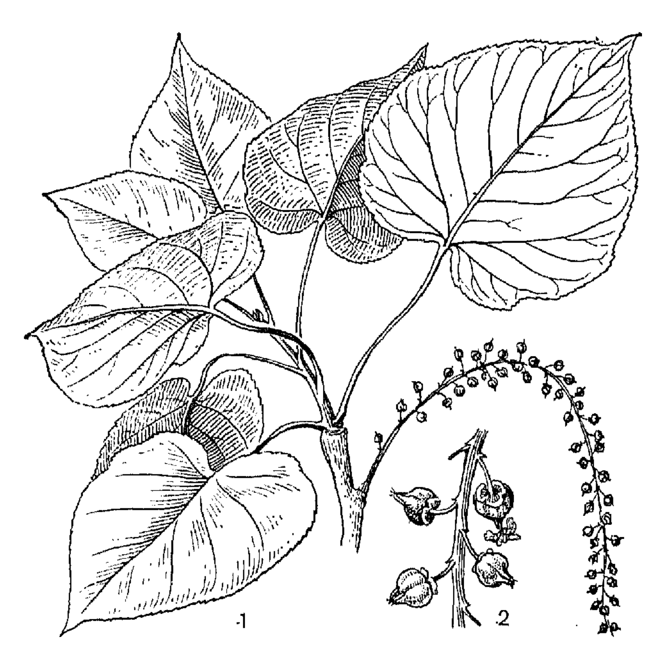



Рис. 38. Тополь реснитчатый (Populus ciliata): *1* — побег; *2* — часть женской сережки.

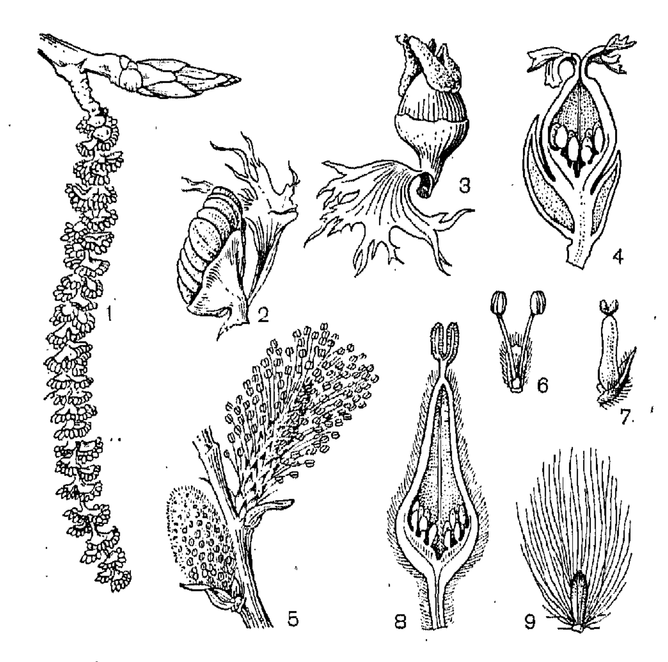



Рис. 39. Ивовые.

Тополь черный (Populus nigra): *1* — мужское соцветие; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок. Осина обыкновенная (P. tremula): *4* — продольный разрез завязи. Ива розмаринолистная (Salix rosmarinoifolia): *5* — мужские сережки. Ива белая (S. alba): *6* — мужской цветок; *7* — женский цветок. Ива козья (S. caprea): *8* — продольный разрез завязи. Ива пятитычинковая (S. pentandra): *9* — семя.

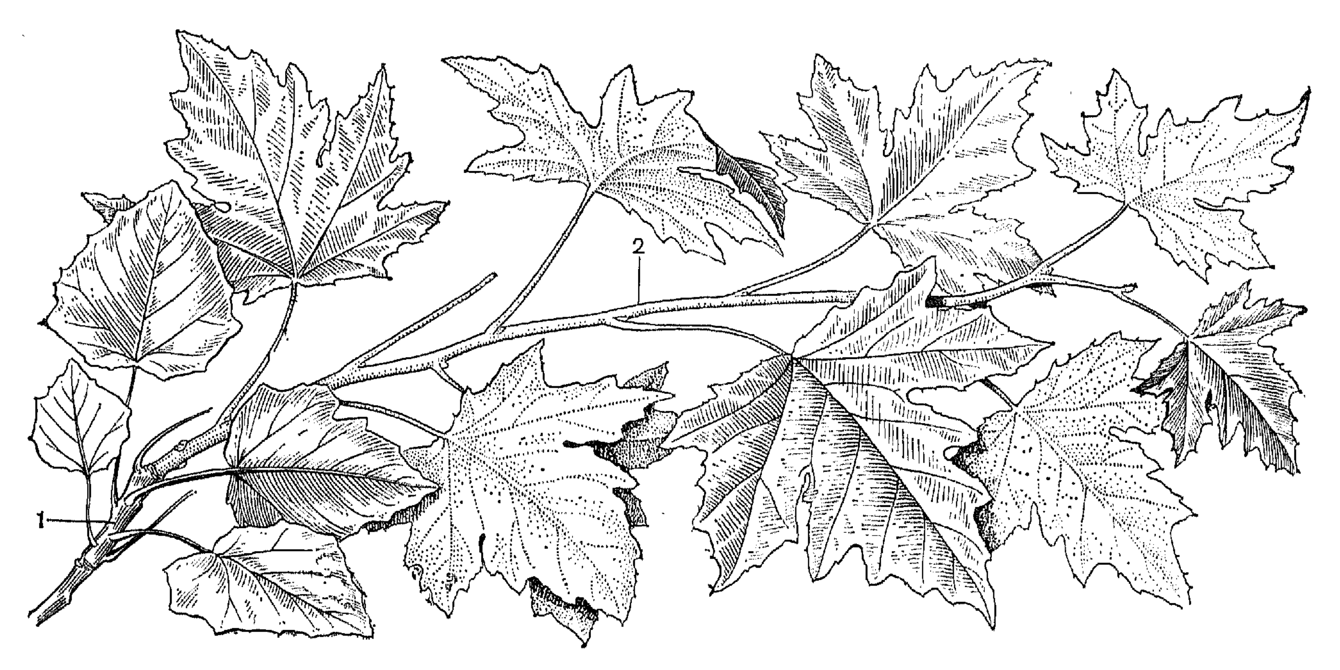



Рис. 40. Тополь белый (Populus alba):
*1* — укороченный побег с мелкими цельными листьями; *2* — удлиненный побег с пальчатолопастными листьями.

среди всех вообще древесных пород) имеет *осина обыкновенная*, или *евросибирская* (Populus tremula), растущая почти по всей Европе (кроме тундровой и пустынной зон и полосы присредиземноморской растительности), а также на Кавказе, в Малой Азии, на Тянь-Шане, по всей неарктической Сибири, на нашем Дальнем Востоке, в Японии и в горах Китая вплоть до самой южной провинции — Юньнань. Две североамериканские осины имеют довольно широкий ареал. Наоборот, 2 очень близких вида чисто азиатских осин имеют весьма ограниченные площади распространения. Одна — в горах центральной части Китая, а другая — в Восточных Гималаях.

Белые тополя близкородственны осинам. Как и осины, они лишены смолы и имеют маленькую узкую двустворчатую коробочку; как у осин, сережка у них густо опушена. Наиболее характерные особенности белых тополей, не имеющие аналогий в других группах,— пальчатолопастная форма листьев порослевых побегов и плотное снежно-белое опушение нижней стороны этих листьев (рис. 40). В естественном состоянии белые тополя всегда приурочены к речным поймам.

Белых тополей только два вида. Один — *тополь белый* (P. alba) — распространен в средней и южной полосе всей Европы, на Кавказе и в Малой Азии, в Южной Сибири (до Алтая и Томской области). Кроме того, очень широко культивируется в парках и на улицах почти по всему свету. В частности, белый тополь очень распространен в культуре по всей Средней Азии, где его одичалые и возобновляющиеся корневой порослью рощицы иногда принимают за исконно дикорастущие. Другой вид белого тополя (P. tomentosa) — в Китае. В природе и в культуре нередко встречаются гибриды белого тополя с осиной.

Туранги — группа, приспособившаяся к существованию в условиях жаркого и засушливого климата. Три вида: *тополь сизолистный* (P. pruinosa) — в Средней Азии и Западном Китае; *тополь евфратский* (P. euphratica) с широким ареалом, протянувшимся от Монголии и Западного Китая через Среднюю Азию и Ближний Восток до Марокко, с отдельными местообитаниями в Южном Закавказье и Южной Испании; *тополь падуболистный* (P. ilicifolia) — в Восточной тропической Африке.

Туранговые тополя — небольшие деревья, издали напоминающие осину, но с еще более рыхлой кроной, образующие светлые редкостойные рощи вдоль рек или по низинам с неглубоким уровнем грунтовых, несильно засоленных вод. В отличие от всех остальных тополей, ствол у них нарастает не моноподиально, а симподиально, как у ив. Листья плотные, сизые, с изолатеральным анатомическим строением (т. е. с палисадной паренхимой не только на верхней, но и на нижней стороне). У тополя евфратского листья порослевых побегов резко отличаются по форме от листьев побегов в ста-

рой части кроны (первые узкие и длинные, вторые — округлые, крупнозубчатые); иногда значительное различие имеется даже между листьями одного побега. В отличие от других тополей околоцветник у туранг к созреванию коробочек опадает.

Черные, или дельтоидные, тополя имеют характерные дельтовидные листья на длинных черешках, колеблющиеся на ветру, как у осин. Молодые листья выделяют душистую смолу. Приурочены к приречным, пойменным местообитаниям. Евросибирский *черный тополь*, или осокорь (P. nigra), распространен в средней и южной полосе всей Европы (заходя везде несколько севернее белого тополя), на Кавказе и в Малой Азии, в Северном Казахстане и южной полосе Сибири до Енисея. Среднеазиатский черный тополь, или *тополь афганский* (P. afghanica), обычен по рекам нижнего горного пояса Средней Азии и Афганистана. У обоих видов имеются формы с узкой колонновидной (пирамидальной) кроной, которые широко разводятся в южных районах нашей страны и за рубежом. Два или три вида черных тополей есть в Северной Америке; из них один, обладающий наиболее широким и дальше заходящим на север ареалом,— *тополь дельтоидный* (P. deltoides) — очень широко разводится в Западной Европе и в средних и особенно в южных районах СССР. В Восточной Азии в естественном состоянии черные тополя отсутствуют.

Бальзамические тополя названы так потому, что их листья и почки особенно богаты душистой смолой, употреблявшейся ранее в медицинских целях. От прочих тополей отличаются наличием настоящих укороченных побегов (брахибластов), на которых развивается всего 2—5 листьев в год и листовые рубцы расположены вплотную один к другому, а также круглым в поперечном сечении черешком листа (у прочих тополей черешок сплюснутый с боков). Коробочки обычно 3—4-створчатые, снаружи неровно-бугристые. Бальзамические тополя распространены в восточной половине Азии и в Северной Америке и отсутствуют в Европе, Африке и Западной Азии. В СССР пять видов: *тополь таласский* (P. talassica) — в горных районах Средней Азии (кроме Туркмении); *тополь лавролистный* (P. laurifolia) — на Алтае и в Саянах; *тополь душистый* (P. suaveolens) — в Восточной Сибири от Прибайкалья до Чукотского автономного округа и Камчатки; очень близкий к душистому *тополь корейский* (P. koreana) — в Приамурье и Приморье; *тополь Максимовича* (P. maximowiczii) — на Сахалине и отчасти в Приморье. Душистый тополь и несколько реже лавролистный разводят и в европейской части СССР. Два или три вида бальзамических тополей есть в Китае; из них один — *тополь Симона* (P. simonii) — довольно широко разводят в СССР. Из двух североамериканских видов один — *тополь бальзамический* (P. balsamifera) — давно интродуцирован в Европу, изредка встречается и у нас.

Мексиканские тополя — наименее известная группа. Приурочены к северной нагорной части Мексики и прилегающим районам США. По морфологическим признакам представляют собой как бы нечто среднее между осинами и черными тополями, но отличаются малыми размерами всех органов. Один или два вида.

Левкоидные тополя, по-видимому, наиболее архаичная, реликтовая группа, обладающая разорванным ареалом из двух сравнительно небольших фрагментов: в юго-восточной приатлантической полосе США (*тополь разнолистный* — P. heterophylla) и в Южном Китае и Гималаях (3 вида). Эта группа занимает среднее положение между такими крайними ветвями рода, как осины и бальзамические тополя. Всем ее видам свойственны особенно толстые побеги и крупные размеры листьев, почек и сережек. Однако деревья обычно небольшие (кроме гималайского *тополя реснитчатого* — P. ciliata).

Благодаря быстроте роста и неприхотливости основные группы тополей имеют большое значение для человека, прежде всего как источник дешевой древесины, а затем как декоративные и мелиоративные породы. Тополя являются одним из основных и самых благодарных объектов современной селекции древесных пород, направленной в основном на ускорение прироста древесины. В последние десятилетия особенно широко распространены различные сорта (клоны) тополя дельтоидного, а также разнообразные гибриды между черными и бальзамическими тополями. Последние, в частности, распространились в защитных и декоративных посадках почти по всей Сибири. Ведутся также успешные работы по получению высокопродуктивных форм осины путем скрещивания европейской осины с американскими.

Второй род ивовых — чозения (Chosenia). Он монотипный, состоит из одного вида — *чозении арбутолистной* (C. arbutifolia). Это своеобразное очень светолюбивое дерево распространено по галечниковым отложениям рек Восточной Сибири и Дальнего Востока, Чукотки, Сахалина, Северной Японии и Северо-Восточного Китая. Чозения селится только на свежем галечниковом наносе, очень быстро развивает глубоко идущий вертикальный корень; первые два — четыре года растет в виде кустика, но затем дает прямой быстро растущий ствол. Чозениевые рощи совершенно не дают возобновления внутри себя и по мере старения распадаются или вытесняются другими породами.

В районах вечной мерзлоты чозения — показатель наличия глубокого талого грунта. Размножается только семенами; все попытки размножить ее каким-либо способом вегетативно успеха не имели.

Третий и самый большой род ивовых — ива (Salix). Ивы встречаются во всех географических зонах — от тундровой до пустынной. В тундре и лесотундре, в субальпийских и альпийских поясах гор ивы играют существенную (а местами и доминирующую) роль в сложении устойчивых (коренных) растительных сообществ. В лесной зоне ивы большей частью являются породами временными, быстро заселяющими свежие речные наносы, места вырубок или пожаров в лесах, запущенные культурные земли, а также всевозможные рытвины, канавы, карьеры и так далее, но при естественном ходе событий скоро вытесняемые более долговечными и высокорослыми породами коренных сообществ. В степной зоне ивы приурочены только к низинам, поймам рек и к песчаным массивам, а в пустынной — только к поймам.

Иву принято подразделять на три подрода: ива (Salix), ветрикс (Vetrix) и хаметия (Chamaetia).

Большинство представителей подрода ива — деревья. Листья всегда равномерно пильчатые, острые, плоские, с невдавленными жилками и не подвернутыми краями, прицветные чешуи сережек неокрашенные, тычинок часто более 2, нити их опушенные. Подрод обнимает около 30 видов, которые распределяются примерно по 7 секциям. *Ива белая*, или *ветла* (S. alba),— средней величины или даже крупное дерево с беловато-серебристыми листьями, обычно по долинам рек средней и южной полосы европейской части СССР, Средней Азии, Казахстана и юга Западной Сибири; очень часто разводится, особенно в сельской местности (а в Средней Азии по арыкам). Имеются и декоративные плакучие формы. *Ива ломкая* (S. fragilis) родом из Малой Азии, но широко распространившаяся почти по всей Европе благодаря чрезвычайной легкости укоренения обломков ветвей. *Ива трехтычинковая* (S. triandra) — крупный кустарник вдоль рек и по сырым местам, обычный по всей Европе и по югу Сибири. *Ива джунгарская* (S. songarica) — высокий куст или ширококронное деревце, распространенное по равнинному течению рек Средней Азии. *Ива вавилонская* (S. babylonica) родом из Северного Китая; на Кавказе, в Крыму, на Украине широко культивируются ее плакучие формы (название «вавилонская» объясняется тем, что в Европу она попала через Ближний Восток). *Ива пятитычинковая* (S. pentandra) обычна по сырым и заболоченным лесам лесной зоны. Это небольшое дерево с очень изящной глянцевитой листвой, цветет позже всех ив, а семена созревают в конце лета, и сухие сережки висят на дереве всю зиму.

Все остальные ивы (более 300 видов) распределяются между подродами ветрикс и хаметия.

К подроду ветрикс относят более высокорослые виды — кустарники или деревья умеренной лесной зоны, влажных местообитаний аридных зон и отчасти субальп и лесотундры. Кроме более высокого роста, видам этой группы свойственно заметное различие между почками, заключающими зачатки вегетативных или генеративных побегов; также обычно раннее цветение и коррелированное с ранним цветением строение генеративного побега: отсутствие или слабое развитие на нем листьев и темная окраска прицветных чешуй.

*Козья ива* (S. caprea) — лесное дерево, обычное в Европе и значительной части Сибири. *Ива пепельная* (P. cinerea) — крупный кустарник в Европе, Западной Сибири и в Казахстане, характерна для сырых мест с малопроточными, значительно минерализованными грунтовыми водами. *Красная верба*, или *шелюга* (S. acutifolia),— высокий кустарник песчаных массивов европейской части СССР и Западного Казахстана; очень часто разводится.

Подрод хаметия обнимает главным образом альпийские и тундровые виды — низкорослые и стелющиеся кустарнички. У них обычно сережка завершает удлиненный и облиственный побег, в связи с этим цветение происходит относительно поздно, а семена успевают созреть только к концу вегетационного периода. Очевидно, представители этого подрода произошли от подрода ветрикс благодаря упрощению вегетативной сферы. Ива *серо-голубая* (S. glauca) самый распространенный и массовый вид лесотундры и южных (кустарниковых) тундр. *Ива сетчатая* (S. reticulata) — циркумполярный арктоальпийский вид с очень характерными овальными листьями, белыми снизу и с резко вдавленной сеточкой жилок сверху. *Ивы травяная* (S. herbacea) и *полярная* (S. polaris) — резко редуцированные кустарнички со стволиками, спрятанными в почву или мох и только выставляющимися наружу листочками и сережками. На гольцах Сибири встречается интересная *ива барбарисолистная* (S. berberifolia) с гребенчато зубчатыми мелкими листьями.

Значение и использование ив весьма многообразно. Ивы используют при мелиоративных работах для укрепления берегов водоемов и закрепления песков. Побеги ив — хороший корм для коров, коз, лосей и оленей. Ивы — важные ранние медоносы. Кора многих видов идет на изготовление высококачественных дуби-

телей; из коры и листьев получают и ряд других химических веществ, в том числе салицин, само название которого произошло от слова Salix. Из прута ив изготовляют плетеную мебель. Во многих южных безлесных районах ивы — важный источник дешевой местной древесины. Наконец, ряд видов и форм разводят в декоративных целях.

## ПОРЯДОК ВЕРЕСКОВЫЕ (ERICALES)

### СЕМЕЙСТВО АКТИНИДИЕВЫЕ (ACTINIDIACEAE)

В семействе 3 рода и около 350 видов, распространенных в странах с теплым влажным климатом. Актинидиевые представлены деревьями, кустарниками и лианами с относительно крупными очередными листьями. Цветки у них в пазушных верхоцветных соцветиях, обоеполые или реже однополые, 5-членные, с 10 или многими тычинками. Пыльники вскрываются короткими щелями или верхушечными порами. Гинецей из 3—5 или реже многих плодолистиков; столбики свободные или реже более или менее сросшиеся; завязь верхняя, обычно с многочисленными семязачатками в каждом гнезде. Плод — ягода или реже коробочка. Семена мелкие.

Род *зауруйя* (Saurauia) насчитывает около 300 видов невысоких деревьев и кустарников, распространенных в горных областях тропической и отчасти субтропической Америки, Гималаев и Юго-Восточной Азии, с одним видом в Северо-Восточном Квинсленде (Австралия). Зауруйя имеет простые кожистые листья длиной до 42 см и шириной 14 см, обычно собранные пучками на концах ветвей. Для многих кустарниковых зауруй характерны соцветия из большого числа (до 150) мелких цветков, находящихся на концах ветвей. У древесных видов цветков меньше, но их диаметр может достигать 2—2,6 см (рис. 41, *1*). Нектарники в цветках в большинстве случаев отсутствуют, однако у некоторых видов обнаружена нектароносная ткань, что свидетельствует об опылении их насекомыми. Характерна протандрия. Плоды зауруйи представляют круглые ягоды с большим количеством мелких семян.

Род *актинидия* (Actinidia) насчитывает около 40 видов, распространенных в Гималаях и в Восточной и Юго-Восточной Азии. Некоторые виды достигают на севере Сахалина, Приморья и южных Курильских островов. Актинидии — это деревянистые лианы с опадающими листьями, часто с оттянутым кончиком (рис. 41, *2*). Цветки разной величины (диаметром 1—1,5 см у *актинидии коломикта* — A. kolomikta и 3—4 см у *актинидии китайской* — A. chinensis, табл. 11), собраны по 3 в пазухах листьев или одиночные, большей частью белые, но бывают золотисто-желтые или оранжевые, чашевидной формы. Гинецей обычно из многих плодолистиков и на крупной округлой завязи лучевидно расходится большое количество рылец. Эта особенность отражена в названии растения (греч. aktis, aktinos — луч, eidos — вид). У одних видов цветки не имеют запаха, у других они сильно ароматичны, например *актинидия многодомная* (A. polygama) и *актинидия коломикта*. Чашелистиков и лепестков по 5, но иногда их число от 3 до 6.

Хотя актинидии обычно строго двудомные растения, в женских цветках имеются и тычинки, которые, однако, не вырабатывают жизнеспособной пыльцы. В мужских же цветках гинецей лишен рылец, а завязь — семязачатков. Однополые цветки актинидии коломикта на ранних стадиях формируются как обоеполые. В опылении актинидий участвуют и ветер, и насекомые.

Плоды актинидий — продолговатые желто-зеленые или светло-оранжевые ягоды длиной до 3—4 см. У некоторых актинидий ягоды имеют кисловато-сладкий ананасный вкус и очень богаты витамином С. Однако не у всех видов они съедобны. У актинидии многодомной ягоды перчат так, что обжигают слизистую оболочку рта, поэтому местные жители так и называют эти ягоды «перцем». Из плодов актинидии китайской выделен протеолитический фермент актинидин, предотвращающий свертывание крови. В некоторых странах, например в Китае, этот вид широко культивируется из-за своеобразного вкуса его довольно крупных плодов. В Новой Зеландии существуют плантации актинидии китайской, плоды которой служат продуктом экспорта. В СССР эта актинидия введена в культуру в Батуми, Ташкенте и других южных городах; культивируется также *актинидия острая* (A. arguta) и очень морозостойкая актинидия коломикта, которая способна плодоносить в открытом грунте северных ботанических садов, например в Ленинграде. Очень приятны на вкус плоды коломикты, богатые витамином С. В Японии в вареном виде употребляют в пищу листья актинидии многодомной. В Юго-Восточной Азии едят молодые побеги *актинидии мозолистой* (A. callosa).

Как и большинство лиан, побеги актинидии растут очень быстро, до 5—7 м за лето. Наиболее крупная актинидия острая нередко дости-

гает в длину 25 м. В Уссурийском крае был даже найден экземпляр длиной более 100 м. В дождливые годы актинидия острая иногда выпускает на концах побегов воздушные корни, благодаря которым при соприкосновении с землей или гнилыми пнями она может многократно укореняться. Размножается актинидия в основном корневой порослью. По мере роста лианы поворачиваются вокруг своей центральной оси и одновременно обвивают деревья или другую опору. Три вида актинидии на нашем Дальнем Востоке, произрастая совместно, да еще с амурским виноградом, иногда образуют труднопроходимые заросли.

Третий род семейства актинидиевых — *клематоклетра* (Clematoclethra) — насчитывает около 10 видов, которые распространены в горных лесах Западного и Центрального Китая. Это небольшие кустарники, побеги которых способны виться. Внешне клематоклетра сходна с актинидией, которая также имеет иногда кустарниковую форму роста. В цветках клематоклетры 10 тычинок и один длинный столбик с 5-раздельным рыльцем. Ее плод — суховатая ягода с 5 гнездами, в каждом из которых находится по одному семени.

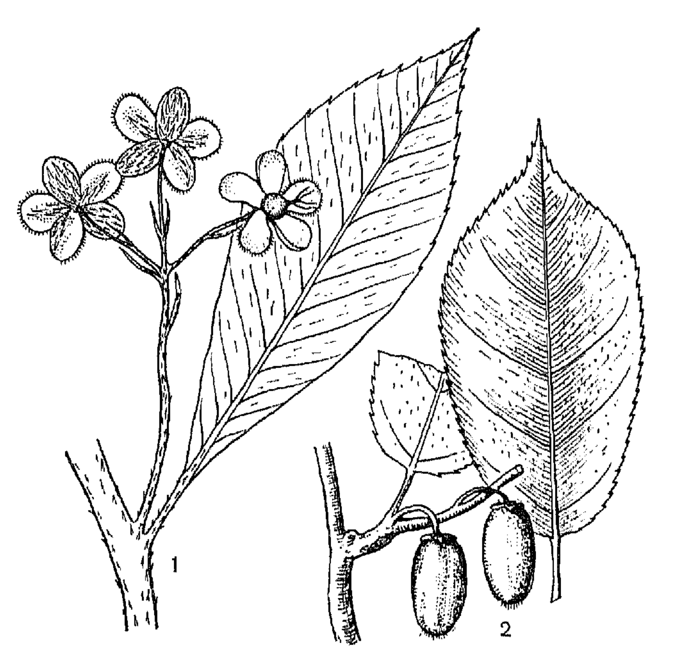


Рис. 41. Актинидиевые.

Заурауйя чешуеплодная (Saurauia squamifructa): *1* — часть побега с чашелистиками цветков, на которых заметен различный характер опушения. При сомкнутых чашелистиках опушение бутона равномерное. Актинидия коломикта (Actinidia kolomikta): *2* — часть побега с плодами.

## СЕМЕЙСТВО КЛЕТРОВЫЕ (CLETHRACEAE)

Семейство включает лишь один род *клетра* (Clethra), насчитывающий более 60 видов, распространенных в Восточной и Юго-Восточной Азии, в Центральной и тропической Южной Америке, с 1 видом на острове Мадейра (*клетра древовидная* — С. arborea) и 2 видами в юго-восточных штатах Северной Америки (карта 6). Виды клетры — небольшие кустарники или деревья, листопадные или реже вечнозеленые. Листья очередные. Цветки в верхушечных кистях или метелках (см. табл. 14, рис. 42), обоеполые, 5-членные. Тычинок 10—12, в 2 кругах. Пыльники стреловидные, вскрывающиеся верхушечными порами. Гинецей из 3 плодолистиков, с 3-лопастным на верхушке столбиком; завязь верхняя, 3-гнездная, с многочисленными семязачатками на интрузивных плацентах. Плод — локулицидная коробочка. Семена многочисленные, часто крылатые, распространяются ветром.

Цветки клетры опыляются насекомыми. Близ основания завязи у некоторых видов обнаружена нектароносная ткань, хотя нектарный диск у клетры отсутствует. Цветки многих видов сильно пахнут. Характерна протандрия, предотвращающая самоопыление. Так, у *клетры ольхолистной* (С. alnifolia, рис. 42) в полностью раскрытом цветке с пылящими тычинками гинецей оказывается еще незрелым. Кроме того, пыльники при созревании разво-

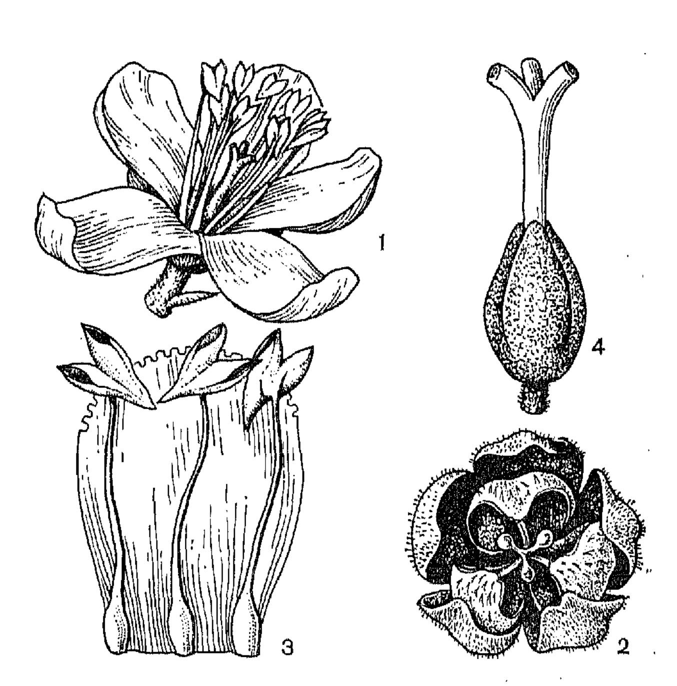
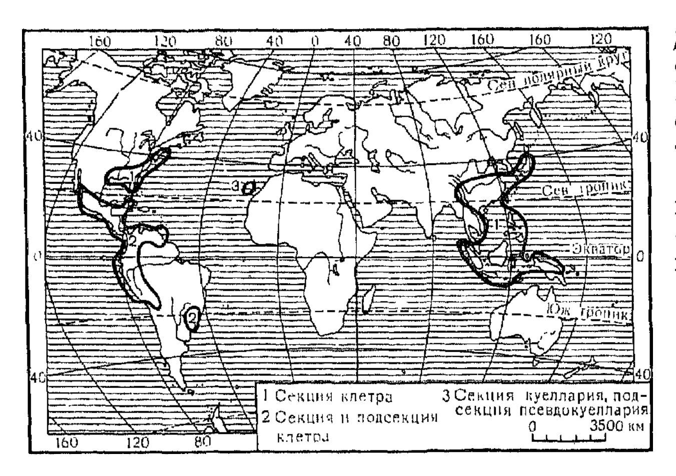


Рис. 42. Репродуктивные органы клетры.

Клетра ольхолистная (Clethra alnifolia): *1* — цветок; *2* — раскрывшаяся коробочка, окруженная одревесневшим и чашелистиками. Клетра бородчатожилковатая (С. barbinervis): *3* — отдельный лепесток с тремя тычинками; *4* — завязь и столбик с тремя рыльцами.




Карта 6. Ареал рода клетра.

рачиваются на 180° и высыпают пыльцу в сторону, противоположную гинецею. Когда же вся пыльца высыпалась, столбик начинает быстро расти, а рыльца становятся клейкими; у других видов пыльца высыпается из пыльников еще в бутоне.

## СЕМЕЙСТВО ВЕРЕСКОВЫЕ (ERICACEAE)

Вересковые — крупное семейство; в нем насчитывается более 100 родов и свыше 3000 видов. Вересковые широко распространены по земному шару. Они не встречаются только в степях и пустынях, а в тропиках растут преимущественно в высокогорьях.

Большинство вересковых — кустарники или кустарнички, иногда травы, в том числе сапрофитные, но среди них имеются и крупные деревья. Так, *оксидендрум* (Oxydendrum) в Америке и *эрика древовидная* (Erica arborea) на Канарских островах достигают в высоту 20 м с диаметром ствола до 0,5 м. Еще одно крупное вересковое — *рододендрон древовидный* (Rhododendron arboreum) — растет в Гималаях. Один из американских видов рода *пиерис* (Pieris, табл. 13 — лиана, поднимающаяся вверх по стволам болотного кипариса (Taxodium) до 10 м. Но тот же пиерис растет и в виде куста. Среди кустарников и кустарничков из вересковых имеются стелющиеся формы. Такова всем известная *клюква* (Oxycoccus), отдельные рододендроны. Некоторые виды *маклинии* (Mackleania) и *агапетеса* (Agapetes, табл. 12) представляют собой кустарники с длинными цепляющимися побегами. Среди азиатских видов рододендрона, а также среди вакциниевых, в том числе маклинии, известны эпифиты. Растут они в тропических дождевых лесах, а также высоко в горах Юго-Восточной Азии, в так называемых мшистых лесах. К ним относятся *рододендрон камелиецветный* (R.camelliiflorum), *рододендрон голубичный* (R. vaccinioides), *рододендрон деревцовый* (R. dendricola) и др. Под верхним слоем эпидермы листья эпифитов имеют слой крупных тонкостенных клеток, служащих для запасания воды. Этот признак отсутствует у вересковых, ведущих наземный образ жизни. Семена у некоторых видов снабжены своеобразным придатком, похожим на летучки, что является приспособлением в данном случае не для переноса, а для зацепки за ветви деревьев, на которых они начинают развиваться. Среди эпифитных рододендронов преобладают растения со светлой, иногда чисто-белой окраской цветков, но есть и такие, у которых цветки окрашены в грязные тона. Большая часть эпифитных вересковых может селиться также на скалах и гребнях гор, где они значительно меняют свой облик. Кроме того, среди вересковых имеется группа растений-полуэпифитов. Так, *черника лавролистная* (Vaccinium laurifolium) начинает свое развитие как эпифит, но когда ее свисающие корни достигают земли, она начинает расти как наземное растение и достигает в высоту 5 м, прислоняясь стволом к дереву, на котором начала свое развитие.

Облик вересковых весьма своеобразен, поэтому в ботанике существует понятие «эрикоидный облик», который имеют и некоторые растения, не относящиеся к семейству вересковых. Эрикоидный облик создают деревянистые побеги, покрытые мелкими кожистыми листьями. Во многих случаях листья концентрируются на концах побегов, что хорошо видно у рододендронов. У одних видов листья совершенно голые и имеют глянцевитую поверхность, у других они по-разному опушены. Опушение развивается обычно на нижней поверхности листа, где у большинства вересковых находятся устьица.

Потянув за кустик многих кустарничков из семейства вересковых — *черники обыкновенной* (Vaccinium myrtillus), *подбела* (Andromeda), *брусники* (Vaccinium vitis-idaea), *хамедафне болотной* (Chamaedaphne calyculata), мы обычно видим, что от кустика отходит длинное корневище в виде шнура, которое вскоре подводит нас к следующему кустику, а далее — к следующему, и оказывается, что большая группа кустиков имеет общее корневище. У взрослой черники обыкновенной оно достигает 3 м. У других черник корневище тянется на 10 м. У многих вересковых (кустарничков и низких кустарников) в почве скрыт почти полностью стволик кустика, например у *багульника* (Ledum), *толокнянки* (Arctostaphylos). У третьих укореняются полегающие ветви, например у *кассиопеи* (Cassiope), *вереска* (Calluna). Древесина у вересковых очень плотная и часто смолистая, напоминающая древесину

хвойных. Смолы содержатся и в листьях, иногда выступая на поверхность.

Имеются вечнозеленые и листопадные виды вересковых. Среди разнообразия листьев вересковых выделяют три типа (рис. 43): 1) тип рододендрона (лист плоский или со слегка завернутыми вниз краями), такой лист имеют клюква, голубика и др.; 2) игловидный лист, напоминающий хвоинку, как у некоторых видов *эрики* (Erica), *хариманеллы* (Harrimanella); 3) эрикоидный лист с сильно завернутыми краями (у вереска). В некоторых родах, например у кассиопеи, разные виды имеют различный тип листа. У некоторых вересковых листья вообще уникальны. Так, *кассиопея Редовского* (C. redowskii) имеет лист, напоминающий палец перчатки, т. е. с почти замкнутой полостью. У многих вересковых лист может свертываться при наступлении засушливого периода; это отмечено, в частности, для брусники. Таким образом, у ряда вересковых существуют динамические реакции на изменения погодных условий. Чрезмерное испарение воды в сухую погоду ослабляет напряжение в слоях мезофила на нижней стороне листа, поэтому лист выгибается, скручивается; контакт листовой полости с окружающей средой уменьшается. Имеются, однако, сведения, что у очень многих вересковых, в частности у самого вереска, устьица есть и на верхней стороне листа. Они отсутствуют лишь на боковых его сторонах, покрытых мощной кутикулой. Таким образом, испарение происходит даже при полностью закрытой листовой полости. Значение этой полости становится понятным, если лист опустить в воду. При этом верхняя поверхность его смочится, тогда как в желобке на нижней поверхности останется пузырек воздуха, который не удалить и встряхиванием листа. Таким образом, устьица в листовой полости всегда остаются сухими и могут испарять влагу (транспирировать) даже под водой.

Цветочные почки (бутоны) у некоторых видов очень крупные, напоминающие шишки хвойных. Большие почечные чешуи иногда ярко окрашены, например у *тибодии* (Thibaudia) из Южной Америки. Цветки самой разнообразной величины (рис. 44) собраны обычно в кистевидное соцветие на концах ветвей, реже соцветие бывает щитковидное (у багульника или рододендрона). Большинство вересковых имеет 5 чашелистиков, 5 лепестков, 10 тычинок, в завязи 5 гнезд, на рыльце можно рассмотреть 5 лучей. Однако четырехчленный план цветка считается вполне типичным для семейства (у вереска, брусники, клюквы, *дабеции* — Dabecia). Встречаются также двучленные (у *симпиезы* — Sympieza) и трехчленные цветки (у *кладотамнуса* — Cladothamnus), а у *бежарии* (Bejaria)

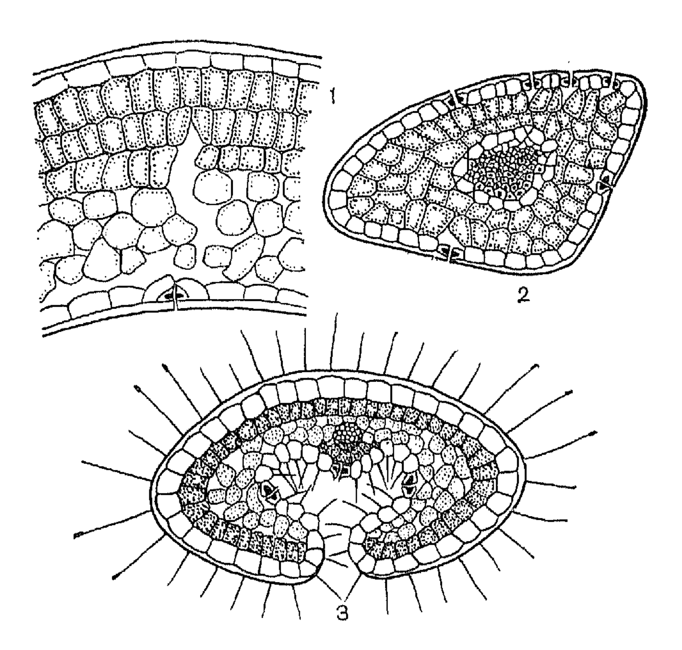



Рис. 43. Поперечные разрезы листьев вересковых:
*1* — клюква (Oxycoccus); *2* — хариманелла (Harrimanella); *3* — эрика тетраликс (Erica tetralix).

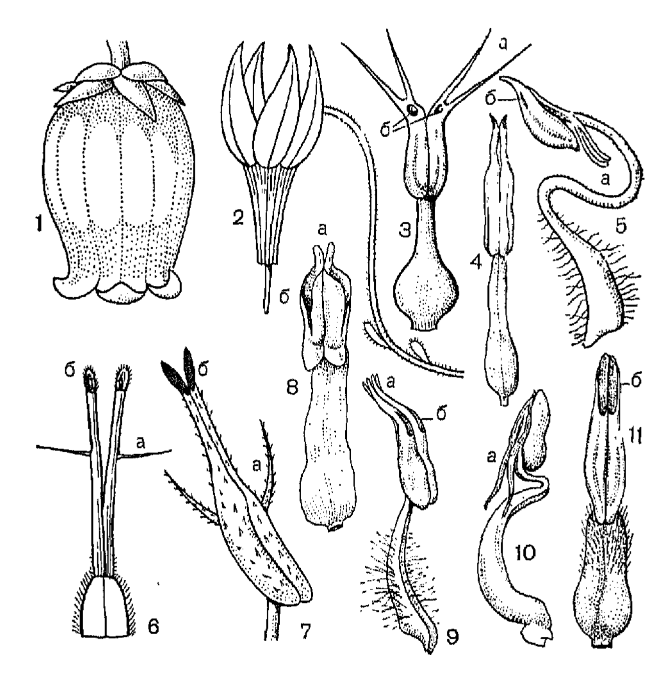



Рис. 44. Цветки и тычинки вересковых.
Цветки: *1* — хамедафне болотная (Chamaedaphne calyculata); *2* — клюква (Oxycoccus). Тычинки: *3* — зенобия припудренная (Zenobia pulverulenta); *4* — хамедафне болотная (C. calyculata); *5* — лиония кустарниковая (Lyonia fruticosa); *6* — черника тычиночная (Vaccinium stamineum); *7* — черника обыкновенная (V. myrtillus); *8* — эллиотия кистевидная (Elliotia racemosa); *9* — гаультерия лежачая (Gaultheria procumbens); *10* — пиерис пышноцветный (Pieris floribunda); *11* — оксидендрум древовидный (Oxydendrum arboreum); *а* — тычиночные придатки; *б* — поры.

они, как правило, семичленные. Характерной чертой цветка японских *эллиотий* (Elliotia) является то, что в нем проявляется смешанный план строения. Чашечка состоит из пяти чашелистиков, а все остальные органы трехчленны. Хотя почти у всех вересковых цветки актиноморфные, в отдельных случаях наблюдаются уклонения от лучевой симметрии. У некоторых видов рододендрона, например, при 5 чашелистиках число лепестков 3 и они образуют зев. Отмечено, что среди огромного числа видов эрики почти нет таких, у которых венчики были бы одинаковы (табл. 14). У некоторых вересковых (например, у багульника) лепестки свободные. Однако у большинства видов лепестки срастаются при основании или до половины своей длины так, что, потянув за один лепесток, мы отделим весь венчик. Наличие нектарного диска является характерным признаком семейства, хотя и в данном случае не обходится без исключений. У некоторых видов эрики диска нет. Он отсутствует и у бежарии, у которой обильный нектар вырабатывается внутренней стенкой чашечки. Причем нектар весьма клейкий, и поэтому цветки этого вечнозеленого кустарника называют смоляными или мухоловами, так как мелкие мушки, желая полакомиться нектаром, приклеиваются к нему. Бежария рассматривается как один из наиболее примитивных родов среди вересковых. Род бежария с 30 видами целиком американский (преимущественно южноамериканский). Внешне бежария напоминает рододендрон, и если последний часто называют «альпийской розой», то бежарию величают «розой Анд».

О тычинках вересковых нужно рассказать особо. В пределах этого семейства разнообразие тычинок по их форме и взаимодействию между собой и с другими частями цветка очень велико и порой просто изумительно (рис. 44, *3—11*). Обычно тычинки расположены двумя кругами: один — против лепестков, другой — против чашелистиков (как бы между лепестками). Общее для всех тычинок только то, что они двугнездны и вскрываются чаще всего порами. Кроме того, они часто снабжены придатками, по наличию которых вересковые назывались ранее Bicornes, т. е. двурогие, хотя тычинки обширного рода рододендрон, а также грушанковых и других лишены придатков. Эти придатки достигают венчика и служат при посещении насекомыми плечами рычага, способствующего высыпанию на них пыльцы. Пыльцевые зерна у большинства вересковых соединены по 4 в тетрады. В виде тетрад пыльца и попадает на рыльце, где все пыльцевые зерна сразу прорастают. Тетрады образуются у насекомоопыляемых растений, тогда как ветроопыляемые вересковые имеют пыльцу из одиночных зерен.

У многих видов цветки яркие и приспособлены для опыления насекомыми. В тропиках и субтропиках есть вересковые, которые опыляются птицами. Приспособления для опыления весьма многообразны. У растений с повисающими колокольчатыми или кувшинчатыми цветками тычинки обычно не выступают из венчика и пыльники снабжены придатками, которые при касании их насекомыми способствуют высыпанию пыльцы. В цветках с широко раскрытым венчиком тычинки выставлены наружу и поэтому пыльники не имеют никаких придатков. Пыльца этих растений распространяется насекомыми в виде довольно крупных комочков, соединенных паутинообразными волокнами.

С одной из форм опыления у вересковых можно познакомиться на примере *вереска обыкновенного* (Calluna vulgaris), детально описанного в «Принципах экологии опыления» К. Фегри и Л. ван дер Пейла (1979). Чашевидный околоцветник четырехчленного цветка этого растения состоит из небольших розовых чашелистиков и еще более мелких и менее заметных розовых же лепестков. Нижние части лепестков мясистые, причем увеличение их толщины способствует раскрыванию цветка. Нижний лепесток отгибается несколько больше, чем остальные, что делает цветок слегка зигоморфным. Мясисты также нижние части тычиночных нитей, но их основания очень тонкие. Под завязью находится хорошо развитый нектарный диск. Нектар доступен даже самым короткохоботным насекомым. Просовывая свой хоботок между тычиночными нитями, насекомое раздвигает пыльники. Гнезда пыльников раскрываются латерально, и поэтому при раздвигании пыльников пыльца освобождается. Нектар производится в большом количестве, и вереск обыкновенный посещают многие мухи, перепончатокрылые и чешуекрылые. В почти горизонтально ориентированных цветках тычинки и столбик загибаются кверху, так что насекомому удобнее всего добраться до нектара снизу. Ко времени раскрывания цветка тычинки раскрываются и столь сильно отгибают кнаружи жесткие, усаженные волосками придатки пыльников, что их неизбежно должно коснуться всякое насекомое, проникающее хоботком к нектару. Действуя как плечо рычага, придаток способствует высыпанию пыльцы на насекомое. Благодаря тому что столбик с рыльцем, созревающим лишь после опорожнения пыльников, значительно высовываются над тычинками, уменьшаются шансы самоопыления. В дальнейшем продукция нектара уменьшается, тычиночные нити выпрямляются и пыльца рассеивается ветром. Это делает ветроопыление вполне возможным, тем более что продукция пыльцы чрезвычайно высокая. Но самой инте-

ресной особенностью в биологии опыления вереска обыкновенного является участие тениотрипса (Taeniothrips ericae) из отряда трипсов, или пузыреногих, открытое О. Хагерупом (1950) на Фарерских островах. В цветках вереска всегда можно обнаружить этих мелких насекомых, находящих здесь приют. Они находятся постоянно в движении и достигают частей, которые менее доступны крупным опылителям. Супруги Хагеруп (1953) показали, что аналогичное опыление с помощью трипсов наблюдается и у *эрики тетраликс* (Erica tetralix).

Весьма оригинальное приспособление для перекрестного опыления насекомыми наблюдается у американского рода *кальмия* (Kalmia, табл. 12 и 13). Тычинки, вытягиваясь в еще не раскрывающемся цветке, упираются в карманообразные полости на лепестках. Когда цветок раскрывается, то лепестки увлекают за собой тычинки, в нитях которых создается напряжение. Стоит тяжелому насекомому сесть на лепесток, как тычинки выскакивают из отгиба лепестка под действием своей пружинящей нити и хлопают пыльником по насекомому, осыпая его пыльцой.

Среди вересковых вполне обычно явление функциональной однополовости цветков. У рододендронов, багульника и *луазелерии* (Loiseleuria), например, наблюдается протогиния, у *«альпийской розы»* (Rhododendron ferrugineum) — протандрия, а у *черники обыкновенной* (Vaccinium myrtillus) — слабая протандрия.

Весьма характерным для вересковых типом цветка является бокальчатый цветок (рис. 44, *1,2*). Он присущ как ягодным вересковым (бруснике, чернике), так и неягодным, которых большинство. У клюквы, однако, полностью развившийся цветок напоминает цикламен, так как лепестки у него заворачиваются назад, а вперед выставлен длинный гинецей, к столбику которого тесно прилегают длинные пыльники; цветки при этом поникающие.

О. Хагеруп изолировал соцветия многих вересковых с помощью мешочков и убедился, что, несмотря на невозможность перекрестного опыления, плоды у них образовывались, но при условии, что цветки встряхивались. В природе встряхивание производит ветер, и поэтому ягод черники или голубики меньше в тех местах, где деревья сближены и гасят ветер. Для многих вересковых с поникшими цветками характерна гравитационная автогамия.

Плоды вересковых представляют собой септицидную или локулицидную коробочку, ягоду или же костянку. У некоторых видов рода *гаультерия* (Gaultheria) плод представляет собой коробочку, которую облекает сильно разросшаяся мясистая чашечка (рис. 45). Сходные

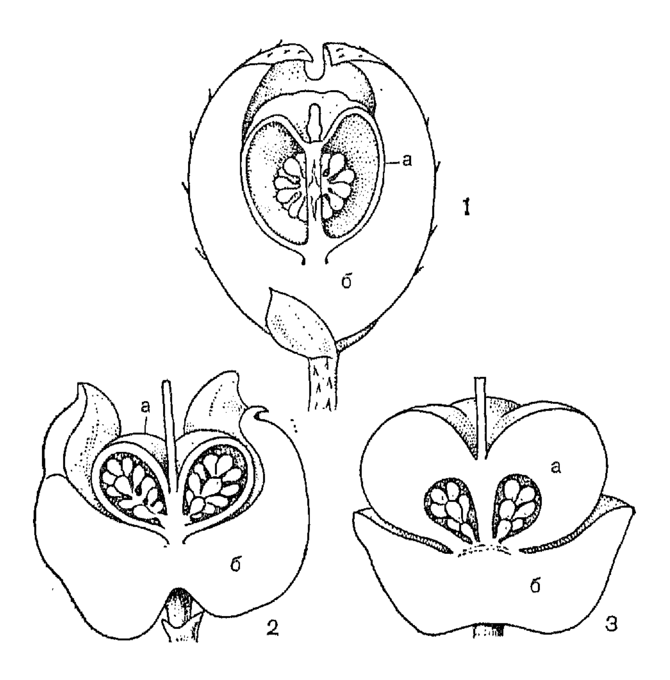



Рис. 45. Плоды вересковых:

*1* — гаультерия щетинистоволосая (Gaultheria hispidula); *2* — гибрид гаультерии прижатой (G. depressa) и пернеттии крупнорыльцевой (Pernettya macrostigma); *3* — пернеттия крупнорыльцевая; *а* — ягода; *б* — чашечка.

плоды имеют *дипликосия* (Diplycosia) и *пернеттия* (Pernettya), причем у последней плод — настоящая ягода, сидящая на мясистой чашечке, и ягода выглядит двухэтажной (рис. 45).

Семена некоторых вересковых, снабженные мясистым придатком, растаскиваются муравьями. Ягодные вересковые распространяются птицами и млекопитающими. У сухоплодных растений после раскрытия коробочки семена распространяются ветром.

Весьма характерным свойством вересковых является их способность произрастать в весьма неблагоприятных условиях, на кислых почвах. Щелочных почв они, как правило, не выносят. Вереск, например, растет на сухих песчаных почвах, нередко среди лишайникового ковра, где способны выжить весьма немногие виды. Однако мы встречаем вереск и на болотах, где он растет на моховых буграх и выглядит ничуть не хуже, чем на песках. Долгое время считалось, что эрикоидные кустарнички болот, в том числе и вереск, не способны поглощать воду из-за ее низкой температуры. Таким образом, находясь в воде, растения как бы страдают от жажды («физиологическая жажда»). Поэтому у них якобы и выработался эрикоидный облик. Однако в последние десятилетия было установлено, что эрикоидные растения на болоте испаряют огромное количество воды, следовательно, они и поглощают ее такое же

количество, а их облик обусловлен иными причинами, среди которых на первом месте — азотная недостаточность болотных почв.

Жизнь на бедных почвах выработала у вересковых ряд приспособлений, важнейшее из них — симбиоз с грибами в форме микоризы. Корни почти всех вересковых тесно оплетают грибные нити, поставляющие им питательные вещества из перегноя. Грибы как бы в обмен получают вещества, вырабатываемые эрикоидным кустарничком. Существует экто- и эндомикориза. В последнем случае некоторые простейшие грибы (тело которых состоит всего из нескольких клеток) живут целиком в клетках корня вересковых и постепенно перевариваются ими. Микориза имеет огромное положительное значение в жизни вересковых. В некоторых случаях (например, у *земляничного дерева* — Arbutus, табл. 13) зараженные корешки превращаются в грушевидные клубеньки (микодоматии), эпидермальные клетки которых преобразуются в корневые волоски. Установлено, что семена вереска, например, прорастают только с помощью микоризы. Некоторые исследователи считают, что вересковые потому и живут на кислых почвах, что грибы, сожительствующие с ними, не выносят щелочных почв.

Семейство вересковые очень неоднородно и делится на ряд подсемейств. В 1971 г. английский ботаник П. Ф. Стивенс предложил новую систему этого семейства, которая имеет ряд преимуществ по сравнению со старыми системами. В его системе вересковые делятся на 6 подсемейств.

Наиболее примитивно подсемейство рододендровых (Rhododendroideae), куда входят исключительно деревья и кустарники. Венчик у них свободнолепестный или сростнолепестный, обычно с широким зевом. Тычинки без придатков; пыльники вскрываются верхушечными порами или короткими или длинными щелями. В пыльниках обычно имеются шелковистые нити, связывающие пыльцу в комочки. Завязь 2—14-гнездная, часто покрытая железистыми волосками. Плоды — коробочки, обычно септицидные. Семена обычно многочисленные. В подсемейство входят американский род бежария (около 30 видов), рододендрон (вероятно, до 800 видов), *мензисия* (Menziesia, 7 видов в умеренной Азии и Америке), багульник (около 10 видов в северной умеренной зоне и в Арктике), *эпигея* (Epigaea, 3 вида в Аджарии и Лазистане, в Японии и в Северной Америке), *кальмия* (Kalmia, 8 видов в Северной Америке и на Кубе), *филлодоце* (Phyllodoce, 7 видов в северной умеренной зоне и в Арктике), *родотамнус* (Rhodothamnus, 2 вида в Восточных Альпах и на северо-востоке Малой Азии), монотипный род *бриантус* (Bryanthus, Камчатка, Командоры, Курилы и Япония), луазелерия (Loiseleuria, 1 циркумполярный вид, табл. 13) и некоторые другие.

Наиболее известен самый крупный в подсемействе род — рододендрон (табл. 13), приобретший исключительное значение в декоративном садоводстве. Большое разнообразие рододендронов, их высокие декоративные качества уже с давних пор привлекли к ним внимание. Рододендроны распространены в умеренной зоне северного полушария, но бо́льшая часть видов обитает в Восточных Гималаях и в Восточной Азии от Западного Китая до Японии, много видов рододендрона также в Северной Америке. Встречаются рододендроны также в горах Южной и Юго-Восточной Азии и Новой Гвинеи, а 1 вид обитает в Северной Австралии. В СССР 20 видов, произрастающих на Кавказе (главным образом в Западном Закавказье), на западе европейской части СССР, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Наиболее декоративны и в научном отношении наиболее интересны *рододендрон Смирнова* (R. smirnowii), произрастающий в нижнем и среднем поясе гор Аджарии, а за пределами СССР — в Артвинском округе Турции, и *рододендрон Унгерна* (R. ungernii) — узкий эндемик Аджарии и Лазистана (Турция). Эти два вечнозеленых древовидных рододендрона представляют собой третичные реликты, связанные родственными узами с рододендронами Гималаев и Восточной Азии. На Кавказе произрастают также два других вечнозеленых вида — *рододендрон понтийский* (R. ponticum) и *рододендрон кавказский* (R. caucasicum). В горах Кавказа произрастает также листопадный *рододендрон желтый* (R. luteum), известный под названием *азалии понтийской* (Azalea pontica). Отдельными островками он встречается также на западе европейской части СССР. Из дальневосточных рододендронов особый интерес представляют *рододендрон Фори* (R. fauriei) и *рододендрон Шлиппенбаха* (R. schlippenbachii). Из числа гималайских видов исключительно декоративен *рододендрон Нутталла* (R. nuttallii) — кустарник (иногда эпифитный) или небольшое дерево, называемый «царем рододендронов» из-за огромных (диаметром до 15 см) цветков. Очень декоративен также гималайский *рододендрон древесный* (R. arboreum) — крупный кустарник или дерево с темно-розовыми цветами.

Одним из интересных представителей подсемейства рододендроновых является также небольшой род эпигея. Виды эпигеи — низкие лежачие вечнозеленые кустарники, опушенные длинными рыжеватыми железистыми волосками. Цветки обоеполые или двудомные. Венчик у них опадающий, бокальчатый или воронковидный. Географическое распространение рода

представляет собой яркий пример разорванного (дизъюнктивного) ареала: один вид эпигеи распространен в приатлантических областях США, другой — в Японии, а третий — среди вечнозеленого подлеска колхидского леса, среди реликтовых видов рододендрона в южной Аджарии и в Лазистане. Колхидский вид *эпигея гаультериевидная* (E. gaultherioides) был некогда описан в качестве самостоятельного рода орфанидезия (Orphanidesia), но в 1941 г. А. Л. Тахтаджяном был переведен в род эпигея. Это одно из самых красивых растений Колхиды, которое в то же время является одним из наиболее интересных третичных реликтов. Как и некоторые рододендроны, он занесен в «Красную книгу».

В подсемейство эриковые (Ericoideae) входят вечнозеленые кустарники с мелкими листьями с сильно завернутыми краями. Венчик всегда сростнолепестный, остающийся. Пыльники вскрываются очень крупными порами или щелями; придатки пыльников, когда они имеются, представляют собой шпоры; шелковистые нити в пыльниках отсутствуют. Плод обычно локулицидная коробочка. Семян в каждом гнезде от 1 до многих. Сюда относятся прежде всего большой род эрика (более 500 видов, распространенных от Макаронезии до Западного Закавказья и в тропической и особенно в Южной Африке), монотипный род вереск и другие.

Обширное подсемейство вакциниевые (Vaccinioideae) включает древесные растения очень разного облика — от небольших деревьев до маленьких кустарничков. Венчик обычно сростнолепестный, редко свободнолепестный, обычно кувшинчатый или трубчатый. Пыльники очень разных типов, лишены шелковистых нитей. Завязь верхняя или нижняя, 3—10-гнездная. Плод — ягода, костянка или локулицидная коробочка, обычно с несколькими семенами в в гнезде, редко с одним. Сюда относятся *арбутус* (Arbutus, 20 видов в Западной Европе, Средиземноморье, Западной Азии и Северной и Центральной Америке; один вид — *земляничное дерево красное* — A. andrachne, табл. 13, растет у нас на Южном берегу Крыма и изредка встречается в Абхазии и Аджарии), кассиопея (12 видов, распространенных циркумполярно и в Гималаях), *энкиантус* (Enkianthus, 10 видов, от Гималаев до Японии), *подбел* (1—2 вида в умеренных и холодных областях северного полушария), *арктерика* (Arcterica, 1 вид в Северо-Восточной Сибири, на Сахалине, Камчатке, Курилах и в Японии), *гаультерия* (Gaultheria, около 200 видов, распространенных преимущественно вокруг Тихого океана), *вакциниум* (Vaccinium, около 350 видов, распространенных в умеренных и холодных областях северного полушария, в горах тропиков, за исключением Африки, в Андах, в Южной Африке, на Мадагаскаре; клюква включается многими авторами в вакциниум) и др.

Среди представителей большого рода вакциниум целый ряд интересных и полезных для человека растений. Из видов, произрастающих на территории СССР, следует прежде всего отметить распространенный на Кавказе и в Северной Малой Азии (а также в Юго-Восточной Болгарии и в Северном Иране) третичный реликт — *черника кавказская* (Vaccinium arctostaphylos), представляющий собой крупный листопадный кустарник или небольшое деревце, высотой до 3 м, со съедобными плодами, произрастающий в колхидских лесах и на полянах. Ближайший вид — *черника черемухолистная* (V. padifolium) — обитает на острове Мадейра. *Черника обыкновенная* (V. myrtillus) — листопадный кустарник высотой 15—40 см, с угловато-ребристыми ветвями. Плод — более или менее шаровидная черная ягода с сизым налетом. Растет в умеренных и холодных областях Евразии и Северной Америки в хвойных и смешанных влажных или заболоченных лесах, а также в тундре и в высокогорьях. Ягоды съедобны, их употребляют в пищу в сыром и сушеном виде, а также для приготовления настоев, отваров и киселей. *Голубика* (V. uliginosum) — листопадный кустарник высотой от 30 см до 1 м с сизоватыми листьями и синими ягодами с сизоватым оттенком. Широко распространена в умеренных и холодных областях северного полушария. Ягоды съедобны, содержат сахар, кислоты и витамины A и C; их используют на варенье, сушат впрок. В отличие от упомянутых выше видов брусника (V. vitis-idaea) — растение вечнозеленое. Это кустарничек высотой до 25 см с кожистыми листьями и многочисленными шаровидными ярко-красными ягодами. Растет в хвойных и смешанных лесах, кустарниках, тундрах, на высохших торфяниках в умеренных и холодных областях северного полушария. Плоды содержат в большом количестве сахара и органические кислоты, а также гликозид вакцинин и другие вещества. Их используют для приготовления варенья, повидла, маринадов, а также в кондитерской промышленности.

Далеко не всеми признаваемый и часто объединяемый с вакциниумом род *клюква* (Oxycoccus) содержит не более 4 видов, распространенных в умеренных и холодных областях северного полушария. Вечнозеленые, большей частью стелющиеся мелкие полукустарники с тонкими стеблями, мелкими кожистыми листьями и темно-красными ягодами. *Клюква болотная* (O. palustris) широко распространена по сфагновым и торфяным болотам, местами образует обширные заросли. Плоды клюк-

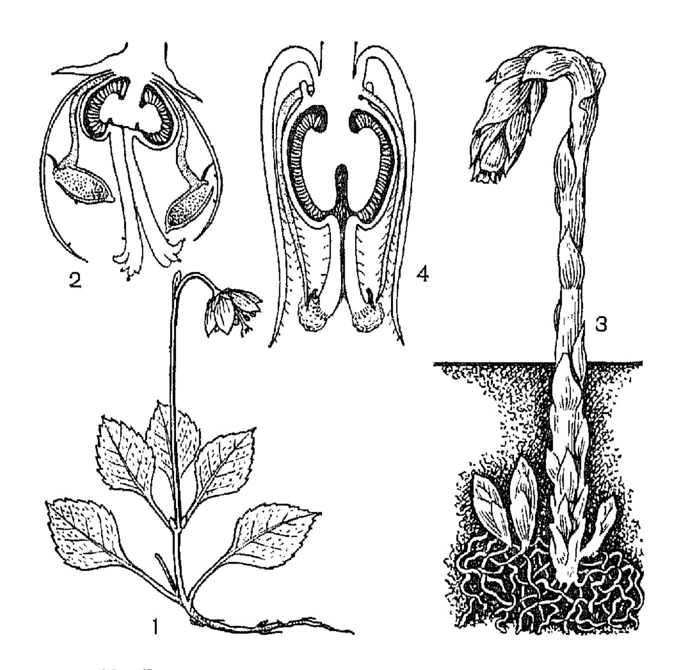



Рис. 46. Вересковые.

Одноцветка (Moneses uniflora): *1* — общий вид растения. Грушанка средняя (Pyrola media): *2* — цветок в разрезе. Подъельник (Monotropa hypopithys): *3* — общий вид растения; *4* — цветок в разрезе.

вы — ценный пищевой продукт. Они содержат органические кислоты, пектиновые вещества, гликозид вакцинин, витамины С и Р. Широко используются в пищевой и ликеро-водочной промышленности.

Подсемейство грушанковые (Pyroloideae) небольшое; в него входят 4 рода и около 30 видов, представленные в умеренных и холодных областях северного полушария. Можно даже сказать, что это в основном таежное подсемейство, так как именно в таежной зоне сосредоточена бóльшая часть его представителей. В отличие от всех ранее рассмотренных деревянистых вересковых грушанковые — травянистые вечнозеленые растения. У большинства видов имеется прикорневая розетка глянцевитых листьев, из которых выходит цветочная стрелка с кистевидным соцветием. Цветки 5—4-членные, открытые или бокальчатые. Последние имеют прямой столбик; у открытых он длинный, изогнутый, противопоставленный 10 (реже 8) тычинкам. У *зимолюбки зонтичной* (Chimaphila umbellata) цветки собраны в щиток, столбик короткий и толстый. Изящная *одноцветка* (Moneses uniflora) имеет один поникающий цветок (рис. 46), хорошо приспособленный для гравитационной автогамии.

Нектарный диск у одних видов вовсе отсутствует, как у *грушанки* (Pyrola, рис. 46), у других фрагментирован, и только у зимолюбки он, как и у большинства вересковых, целиком окружен завязью. Рядом исследователей показано, что цветки грушанковых могут проходить две фазы развития. В первой фазе возможно только перекрестное опыление. При этом у одних представителей (грушанка, одноцветка, зимолюбка) его производят насекомые, у других, например у *ортилии* (Orthilia),— воздушные течения (в связи с чем у ортилии одиночные пыльцевые зерна, а у других грушанковых они объединены в тетрады). Вторая фаза происходит лишь в случае, если перекрестное опыление не произошло. При этом расположение тычинок и рыльца изменяется таким образом, чтобы обеспечить самоопыление цветка.

Плод у грушанковых — сухая локулицидная коробочка с большим количеством очень мелких семян, лишенных семядолей, и с зародышем, который состоит из нескольких клеток. Семена могут распространяться токами воздуха, которые возникают под пологом тайги.

Микориза для существования грушанковых еще более необходима, чем для других вересковых. Существует предположение, что продукты фотосинтеза необходимы грушанковым только для образования семян, а другие нужды растения вполне удовлетворяются питанием с помощью микоризы. В ряде случаев, впрочем, микоризное питание грушанок имеет для них трагические последствия. В благоприятных условиях микоризный гриб разрастается столь пышно, что вызывает отмирание корней у некоторых грушанок, а иногда и гибель растения. Симбиоз переходит в данном случае в односторонний паразитизм гриба.

Все представители грушанковых имеют длинное корневище и только у одноцветки оно заменено многолетними корнями. Корневище *грушанки круглолистной* (P. rotundifolia) может достигать в длину 6 м. Наземные побеги образуют целый клан сестринских особей.

После прорастания семени у некоторых грушанковых образуется так называемый предстебель. В стадии предстебля растение питается и развивается исключительно за счет микоризы, т. е. собственных органических веществ из неорганических в это время не вырабатывает. Из предстебля образуется корневище, а у одноцветки из него можно вырастить и наземные побеги. Так, в искусственных условиях был выращен предстебель грушанки круглолистной длиной 30 см. Установлено, что чем более редуцирован зародыш у разных видов грушанковых, тем ранее предстебель вступает в контакт с грибом. В пределах подсемейства можно проследить различные степени связи с грибами. Например, калифорнийская *грушанка безлистная* (P. aphylla) полностью перешла на довольствие за счет микоризы, и растение утратило зеленую окраску.

К подсемейству вертляницевых (Monotropoideae) относятся 10 родов и 12 видов. Большинство родов этого подсемейства монотипны. Вертляницевые полностью перешли на питание с помощью микоризы, в связи с чем утратили зеленую окраску. Многие из них имеют тусклый землистый цвет, но некоторые окрашены ярко. Так, монотипный род *саркодес* (Sarcodes), произрастающий на юго-западе США, где его называют снежным цветком, имеет малиновую окраску всего растения (т. 5, ч. 1, табл. 15).

Распространены вертляницевые в умеренных областях северного полушария, а также в горах тропиков. Больше всего их в Северной Америке. Основным условием существования этих своеобразных растений является наличие на почве мощной подстилки из растительного опада, богатой органическими веществами, которые потребляются с помощью грибов. Недавно было установлено, что гифы одних и тех же грибов проникают в корни *подъельника* (Monotropa, рис. 46, *3—4*) и ближайших деревьев. С помощью радиоактивных (меченых) элементов питания выяснили, что подъельник получает некоторые питательные вещества из корней дерева, используя для этого гифы грибов как бы в качестве шланга. Вещества, которые подъельник получает таким способом, необходимы ему для формирования семян, и благодаря этому приспособлению у подъельника нет зеленых частей, как у грушанок.

Вертляницевые имеют толстый, мясистый стебель с листьями в форме чешуй. Цветки у вертляницевых собраны в конечное поникающее соцветие, за исключением *подъельника одноцветкового* (M. uniflora). Цветки 5-членные или реже 4—8-членные. Цветок имеет колокольчатую форму, но у одних представителей лепестки срастаются у основания, а у других остаются свободными. Нектарный диск имеется у большинства представителей этого подсемейства (его нет у саркодеса и подъельника, у последнего, однако, еще сохраняются редуцированные сосочки в основании завязи). В большинстве случаев диск не сплошной, а разделен на лопасти. У подъельника одноцветного, как и у некоторых других видов, нектар выделяется утолщенными основаниями лепестков. Плод — локулицидная коробочка, часто перепончатая.

*Монотропсис пахучий* (Monotropsis odorata), растущий в Северной Америке, имеет любопытный цикл развития. Это растение живет под листовой подстилкой и на поверхности не появляется. Тем не менее считается, что оно опыляется насекомыми, так как имеет сильно пахнущие и окрашенные цветки. Пыльца у него высыпается на лепестки еще в бутоне. Цветочный побег монотропсиса пахучего появляется под листовой подстилкой осенью и перезимовывает. Весной рост его продолжается и цветки распускаются. Осенняя и весенняя формы принимаются иногда за разные растения и по ним были даже описаны два вида.

Плоды монотропсиса растаскивают муравьи, тогда как у подъельника семена очень легкие (0,000003 г) и снабжены «хвостиком», разносятся токами воздуха. Мелкие семена птероспоры (Pterospora) снабжены крылышком, значительно превосходящим по размеру само семя.

Подсемейство виттштейниевых (Wittsteinioideae) с монотипным австралийским родом *виттштейния* (Wittsteinia) связывает вересковые с семейством эпакрисовые. Виттштейния — это мелкий вечнозеленый кустарник со стелющимися побегами и мясистым плодом.

## СЕМЕЙСТВО ВОДЯНИКОВЫЕ (EMPETRACEAE)

В семействе три рода: *корема* (Corema, 2 вида), распространенная на северо-востоке США и в Канаде, на Азорских и Канарских островах, в Южной Португалии и Юго-Западной Испании; *цератиола* (Ceratiola, монотипный род), обитающая на юго-востоке США, и *водяника*, или *вороника*, или *шикша* (Empetrum), которая растет в таежном и тундровом поясах северного полушария, а также на юге Южной Америки, на островах Хуан-Фернандес, на Фолклендских островах и на островах Тристан-да-Кунья. По Р. Гуду, водяника насчитывает только 2 вида, в то время как В. Н. Васильев доводит число видов до 15—16.

Таким образом, в распространении водяниковых есть две особенности. Первая — это трансокеаническое распространение коремы (уже знакомый нам по другим вересковым тип распространения). Вторая особенность географии водяниковых — биполярное распространение водяники. В ледниковую эпоху, когда на всем земном шаре температуры понизились, ряд северных растений проник по горным цепям в Южную Америку, среди них была и водяника. По окончании холодного периода водяника почти исчезла из приэкваториальной области американских материков, но изолированно встречается еще и теперь на юге США и в Чили. Южноамериканская водяника оказалась географически обособленной, что привело к образованию особого вида — *водяники краснoплодной* (E. erythrocarpum). Однако среди краснoплодных экземпляров водяники в Южной Америке очень редко встречаются и черноплодные: возврат к исходному предку — *водянике черноплодной* (E. nigrum). Все водяниковые имеют типичный эрикоидный облик. Единственный вид цератиолы так и называется — *цератиола эрикоидная* (C. ericoides). Там, где совместно про-

Рис. 47. Эпакрисовые:
*1* — эпакрис длинноцветковый (Epacris longiflora); *2* — стифелия зеленая (Styphelia viridis).

израстают водяника и филлодоце из вересковых (табл. 13), их легко спутать, если на растениях нет цветков или плодов. Корема и цератиола — невысокие кустарники, а водяника всегда кустарничек со стелющимися по земле побегами. Она растет пятнами — куртинами, представляющими собой одну особь, которая, разрастаясь, постепенно занимает все большее и большее пространство, так как ветви образуют придаточные корни. В середине старой куртины зеленые побеги отмирают. Как и вересковые, водяника вступает в симбиоз с грибами.

Цветки водяниковых одиночные, в пазухах листьев (водяника) или же в малоцветковых верхушечных головках, мелкие, актиноморфные, обычно двудомные или иногда однодомные, редко обоеполые. Околоцветник довольно редуцирован, состоит из маленьких, едва заметных свободных долей. До сих пор еще не вполне ясно, является ли он простым или двойным. Обычно считается, что околоцветник состоит из 1—3 чашелистиков и 1—3 лепестков, но некоторые ботаники считают, что цветки водяниковых безлепестные и околоцветник состоит из одних только чашелистиков. Тычинок 2 (цератиола) или 3 (редко 4), чередующихся с внутренними долями околоцветника. Пыльцевые зерна соединены в тетрады такого же типа, как у вересковых. Нектарный диск отсутствует. Гинецей из 2—9 плодолистиков (водяника) или из 2 плодолистиков (остальные роды), с лопастным или более или менее раздельным коротким столбиком; завязь верхняя, 2—9-гнездная, с 1 семязачатком в каждом гнезде. Плод — сочная или сухая костянка с 2 или более косточками. Семена с прямым длинным зародышем, окруженным обильным мясистым эндоспермом. Водяника — растение преимущественно насекомоопыляемое. Она протогинична и имеет очень долговечное рыльце. Маленькие цветки водяники посещают бабочки, мухи и пчелы. Остальные два рода являются, возможно, ветроопыляемыми растениями.

## СЕМЕЙСТВО ЭПАКРИСОВЫЕ (EPACRIDACEAE)

К вересковым, особенно к подсемейству рододендроновых, довольно близко стоит семейство эпакрисовых, распространенных главным образом в южном полушарии. В семействе около 30 родов и примерно 400 видов. Они обитают главным образом во внетропических областях Австралии, в Тасмании, Новой Зеландии и Новой Каледонии, а также в Юго-Восточной Азии (где некоторые виды достигают северных частей Индокитая и Филиппин), на Гавайских островах и в Патагонии (включая остров Огненная Земля). Обычно кустарники или небольшие деревья с большей частью тесно расположенными очередными или редко супротивными узкими цельными плотными листьями. У рода *змеелистник*, или *дракофиллум* (Dracophyllum, около 50 видов в Новой Зеландии и окружающих островах, в Новой Каледонии, Австралии, Тасмании и на острове Лорд-Хау), и близких родов листья с влагалищным основанием и параллельным жилкованием, чем очень напоминают листья однодольных. Поэтому некоторые виды внешне похожи на ирисы, а другие — на юкки. Для эпакрисовых характерен симбиоз с грибами.

Многие виды эпакрисовых образуют кустарниковые заросли. Некоторые обитают на болотах, в прибрежных дюнах, на скалистых склонах, в грассленлах, лесах, другие — в субальпийской зоне.

Цветки эпакрисовых мелкие, одиночные, в кистях или колосьях, иногда в метелках, актиноморфные, большей частью обоеполые. Чашелистиков обычно 5, свободных, остающихся; лепестков обычно 5, прикрепленных к нектарному диску; венчик сростнолепестный, трубчатый (рис. 47). Тычинок 5, приросших к венчику или реже свободных; иногда имеются чередующиеся с тычинками стаминодии; у большинства родов пыльники во время цветения 1-гнездные и вскрываются одной продольной щелью. Пыльцевые зерна одиночные или чаще соединены в тетрады. Гинецей обычно из 5 плодолистиков, с простым столбиком, заканчивающимся головчатым рыльцем; завязь верхняя,

часто окруженная у основания нектарным диском, большей частью 5-гнездная, с несколькими или многими семязачатками в каждом гнезде. Плод — локулицидная коробочка или костянка. Семена с прямым цилиндрическим зародышем, окруженным обильным мясистым эндоспермом.

У эпакрисовых опыление производят преимущественно насекомые. Одним из приспособлений к перекрестному опылению является у них дихогамия.

Практическое значение эпакрисовых ничтожно. Некоторые виды дракофилума имеют декоративное значение, а сочные плоды ряда видов местное население употребляет в пищу.

У представителей родственного американского семейства цирилловых (Cyrillaceae, рис. 48) имеет место партенокарпия.

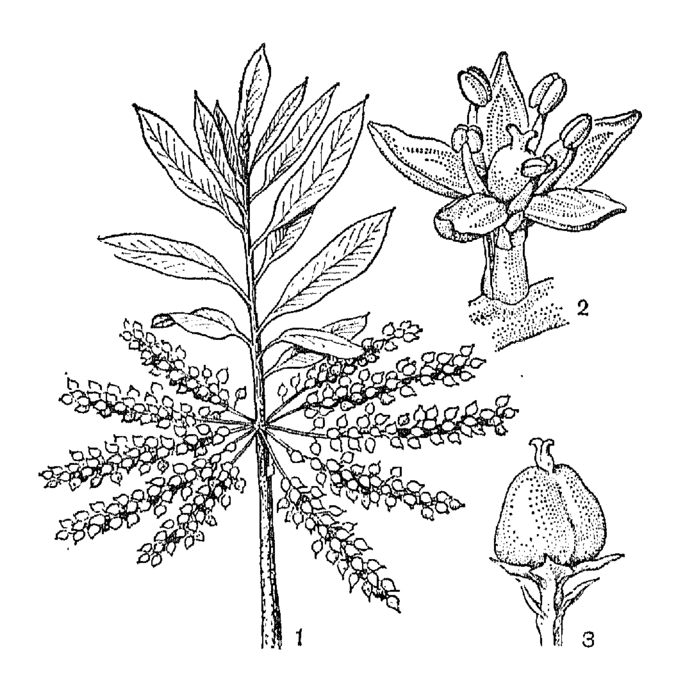


Рис. 48. Цирилла кистецветковая (Cyrilla racemiflora):
1 — ветвь с плодами; 2 — цветок; 3 — отдельный плод.

## СЕМЕЙСТВО ДИАПЕНСИЕВЫЕ (DIAPENSIACEAE)

Состоит из 6 родов и около 20 видов, распространенных в холодных и умеренных областях северного полушария, главным образом в горах и в Арктике. Род *бернексия* (Berneuxia, 2 вида) обитает в Восточном Тибете, Юго-Западном Китае и в Верхней Бирме. Три вида *диапенсии* (Diapensia) встречаются в Гималаях и в Западном Китае, а четвертый вид обитает в Арктике и Субарктике, а также на северных горах. Оба вида *схизокодона* (Schizocodon) встречаются только в Японии. Род *шортия* (Shortia, рис. 49, *1*), насчитывающий 8—9 видов, распространен главным образом в Юго-Западном Китае, на острове Тайвань и в Японии, но 1 вид обитает в юго-восточных штатах США. Монотипные же роды *галакс* (Galax) и *пиксидантера* (Pyxidanthera) встречаются только на юго-востоке США. Среди диапенсиевых имеются вечнозеленые травы (шортия), полукустарнички (пиксидантера), подушковидные кустарнички (диапенсия, рис. 49, *3*) и низкие кустарники (галакс). Диапенсия и пиксидантера имеют эрикоидный облик. Представители других родов более похожи на грушанок. Листья очередные, цельные, в отличие от вересковых, лишены железистых волосков.

Цветки у некоторых диапенсиевых одиночные, у других собраны в укороченные кисти. Они обоеполые, актиноморфные, чашечка остающаяся, чашелистиков 5, свободных или сросшихся. Венчик сростнолепестный, 5-лопастный, но у галакса лепестки, сросшиеся только у основания. Тычинок 5, приросших к венчику и чередующихся с его долями (рис. 49, *2*). У большинства родов (за исключением пиксидантеры и большинства видов диапенсии) имеется второй круг тычинок, расположенных против лепестков, но они превра-

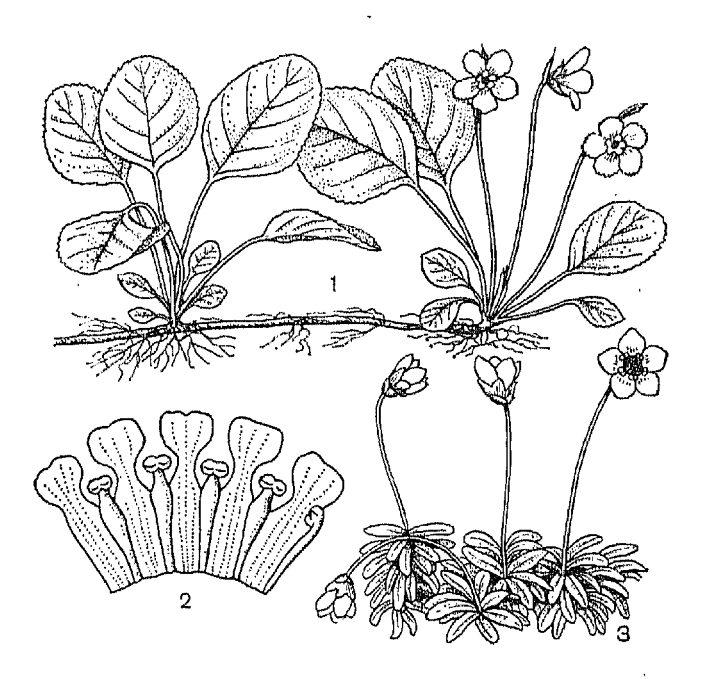


Рис. 49. Диапенсиевые.
Шортия галаксолистная (Shortia galaxifolia): *1* — ветвь с цветками. Пиксидантера (Pyxidanthera): *2* — препарированный венчик цветка, показывающий положение тычинок, сросшихся с лепестками. Диапенсия лапландская (Diapensia lapponica), *3* — ветвь с цветками.

щены в стаминодии. У галакса стаминодии и тычинки срослись вместе, образуя трубочку. Пыльники 2-гнездные или редко 1-гнездные (галакс), вскрывающиеся продольной щелью или редко поперечно (пиксидантера). Пыльцевые зерна всегда одиночные. Нектарный диск отсутствует, но нектар притом иногда выделяется основанием завязи довольно обильно. Гинецей из 3 плодолистиков, со столбиком, заканчивающимся 3-лопастным рыльцем; завязь верхняя, 3-гнездная, с несколькими или многочисленными семязачатками. Плод — локулицидная коробочка. Семена мелкие, с обильным мясистым эндоспермом вокруг прямого или слегка согнутого зародыша.

У диапенсиевых цветки белые или слегка розоватые, но у гималайских диапенсий они пурпурные или желтые, иногда с приятным запахом. Процесс опыления изучен только у арктической *диапенсии лапландской* (D. lapponica, табл. 13), но и то недостаточно основательно. Это растение опыляется насекомыми, причем самыми разными. В некоторых цветках диапенсии раньше созревают тычинки, в других — завязи. Пыльники вскрываются иногда еще в бутоне, и вполне возможно самоопыление цветков. В цветках шортии гинецей созревает раньше тычинок. О насекомоопыляемости диапенсии косвенно свидетельствует тот факт, что пыльца у нее покрыта бородавочками (для лучшего сцепления с телом насекомого).

В плодах диапенсиевых обычно большое количество очень мелких семян, распространяющихся ветром. Семена шортии часто прорастают прямо в коробочках, не успев попасть на землю.

Диапенсиевые весьма неприхотливы в отношении почв, чем напоминают вересковые и водянику. Это сходство усиливается наличием микоризы и анатомическим строением стеблей и листьев.

## ПОРЯДОК ЭБЕНОВЫЕ (EBENALES)

### СЕМЕЙСТВО СТИРАКСОВЫЕ (STYRACACEAE)

Стираксовые насчитывают 11 родов и около 180 видов. Наиболее широко представлены они в Восточной и Юго-Восточной Азии, особенно в Китае и Индокитае. Встречаются стираксовые и в Америке (юго-восточные районы США и Центральная и тропическая Южная Америка). Один вид — *стиракс лекарственный* (Styrax officinalis) — растет в Восточном Средиземноморье (на западе до Италии) и в Малой Азии. Очень близок к стираксу лекарственному и почти не отличается от него *стиракс калифорнийский* (S. californicus). В настоящее время стиракс калифорнийский чаще всего рассматривается как разновидность или подвид стиракса лекарственного.

Представители семейства — листопадные или чаще вечнозеленые деревья или кустарники с очередными, цельными и часто кожистыми листьями (рис. 50, 51). Стебель, листья и даже наружная сторона чашелистиков и лепестков покрыты желтовато-коричневыми звездчатыми волосками или мелкими чешуйками. Цветки обычно в кистях или метелках, но иногда по 1—2 в пазухах листьев или в небольших пазушных пучках (*халезия* — Halesia), актиноморфные, обычно обоеполые, редко полигамно-двудомные (*бруинсмия* — Bruinsmia), без прицветничков. Околоцветник 4—5-членный. Створчатые или черепитчатые чашелистики срастаются в колокольчатую чашечку, слабо зазубренную наверху или заканчивающуюся 4—5 небольшими лопастями. Чашечка полностью или частично прирастает к завязи. Белые лепестки, равные по числу чашелистикам и, так же как они, черепитчатые или реже слегка створчатые, срастаются только при основании. Свободные лепестки встречаются у представителей рода бруинсмия. Число тычинок обычно вдвое превышает число лепестков, редко их только 5 (бразильский род *памфилия* — Pamphilia). Нити тычинок, часто утолщенные при основании, срастаются по всей длине или только у основания и, как правило, прикрепляются к венчику; редко встречаются свободные тычинки. Гинецей обычно из 5—3 плодолистиков, с небольшим тонким столбиком, заканчивающимся маленьким головчатым или 3—5-лопастным рыльцем. Завязь от верхней или почти верхней до нижней. Как правило, внизу она 5—3-гнездная, а наверху 1-гнездная и несет в каждом гнезде от одного до нескольких семязачатков, из которых развивается обычно 1 семя, редко 2—3 семени. Плоды с остающейся чашечкой весьма разнообразны. Это в большинстве случаев костянки или деревянистые нераскрывающиеся плоды, реже локулицидные коробочки, редко ягодообразные (бруинсмия). Семена с прямым или слегка согнутым зародышем и обильным эндоспермом.

Мелкие, легкие, неравнодвукрылые семена азиатского рода *альнифиллум* (Alniphyllum) разносятся ветром. Таким же образом распространяются и плоды *халезии* и *птеростиракса* (Pterostyrax). Продолговатые четырехкрылые плоды халезии, падая на землю, всегда оказываются одним крылом кверху, и ветер, ударяя

в него, как в парус, перекатывает их на значительные расстояния. Возможно, какая-то часть этих плодов переносится и водой. Установлено, что они могут держаться на поверхности воды до четырех суток. Распространяются семена стираксовых и птицами, которые лакомятся ими прямо на дереве, а опавшие плоды служат пищей диким свиньям и оленям. По сообщению Г. Н. Ридли (1930), в Америке плоды стираксов охотно поедают дикие утки, в зобах которых он обнаружил их семена.

Стираксовые произрастают в тропических и субтропических лесах, по лесистым берегам рек и на открытых равнинах, по краям лесных прогалин и полян, в зарослях кустарников, в бамбуковых лесах, нередко поднимаясь по горным склонам до 2000 м над уровнем моря.

Самым известным представителем этого семейства, несомненно, является род *стиракс*, наиболее широко распространенный и насчитывающий около 130 видов (табл. 15). Многие виды стиракса служат источником ароматной бензойной смолы, применяемой в медицине и косметике, а также для курения фимиама. С давних времен использовалась смола небольшого средиземноморского деревца стиракса лекарственного. В настоящее время большое применение находит бензойная смола, получаемая из *стиракса бензойного* (S. benzoin), дикорастущего и разводимого в Малезии. Ароматная смола его обязана своим приятным запахом большому содержанию ванилина, коричной и (у некоторых сортов) бензойной кислоты. Она высоко ценилась еще в древние времена. Арабы, использовавшие ее как благовоние, привозили эту смолу с острова Ява. Еще выше ценится смола индокитайского *стиракса тонкинского* (S. tonkinensis). Способ получения смолы довольно прост: сначала кору обкалачивают, затем надрезают в нескольких местах до камбия. Вытекающий ароматный сок белого цвета быстро застывает в воздухе. Его собирают и отправляют для дальнейшей переработки. Интересно, что у молодых здоровых растений нет ни смолы, ни особых смоляных вместилищ. Образование лизигенных полостей и смолы начинается лишь спустя некоторое время после поранения дерева. Обычно первую подсочку проводят у семилетних деревьев. Больше ценится смола молодых деревьев, содержащая довольно крупные куски желтовато-белого цвета. С возрастом она равномерно буреет и становится более однородной. Как правило, деревья используют только до двадцатилетнего возраста, затем их вырубают, а на их место сажают молодые растения. Для практических целей используют и смолу *стиракса суматранского* (S. sumatranus). После подсочки растение обычно погибает и идет на топливо.

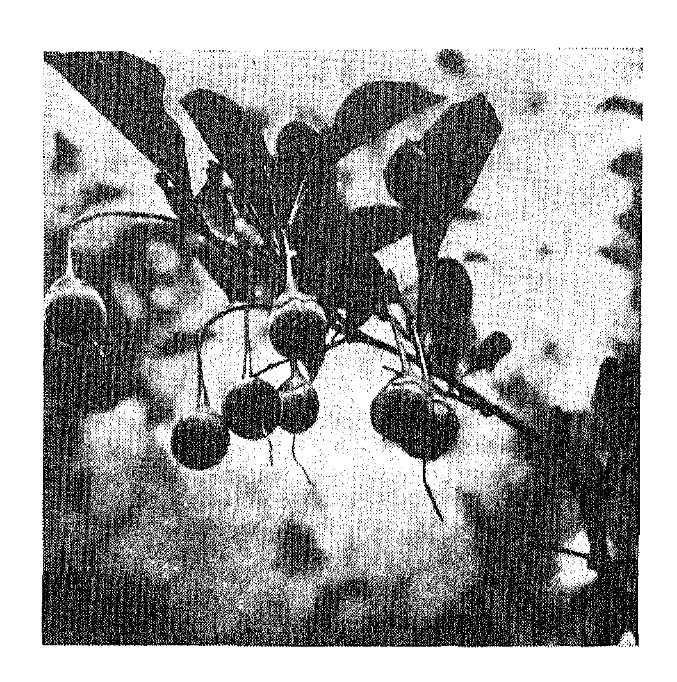


Рис. 50. Ветки стираксовых с незрелыми плодами: вверху — стиракс японский (Styrax japonicus); внизу — стиракс обассия (S. obassia).

Из-за красивых белых душистых цветков некоторые виды стираксов культивируют как декоративные. В начале лета в парках Черноморского побережья Кавказа внимание посетителей привлекают невысокие, стройные деревца, покрытые свисающими кистями белых, исключительно душистых цветков. Это *стиракс обассия* (S. obassia), родиной которого является Япония.

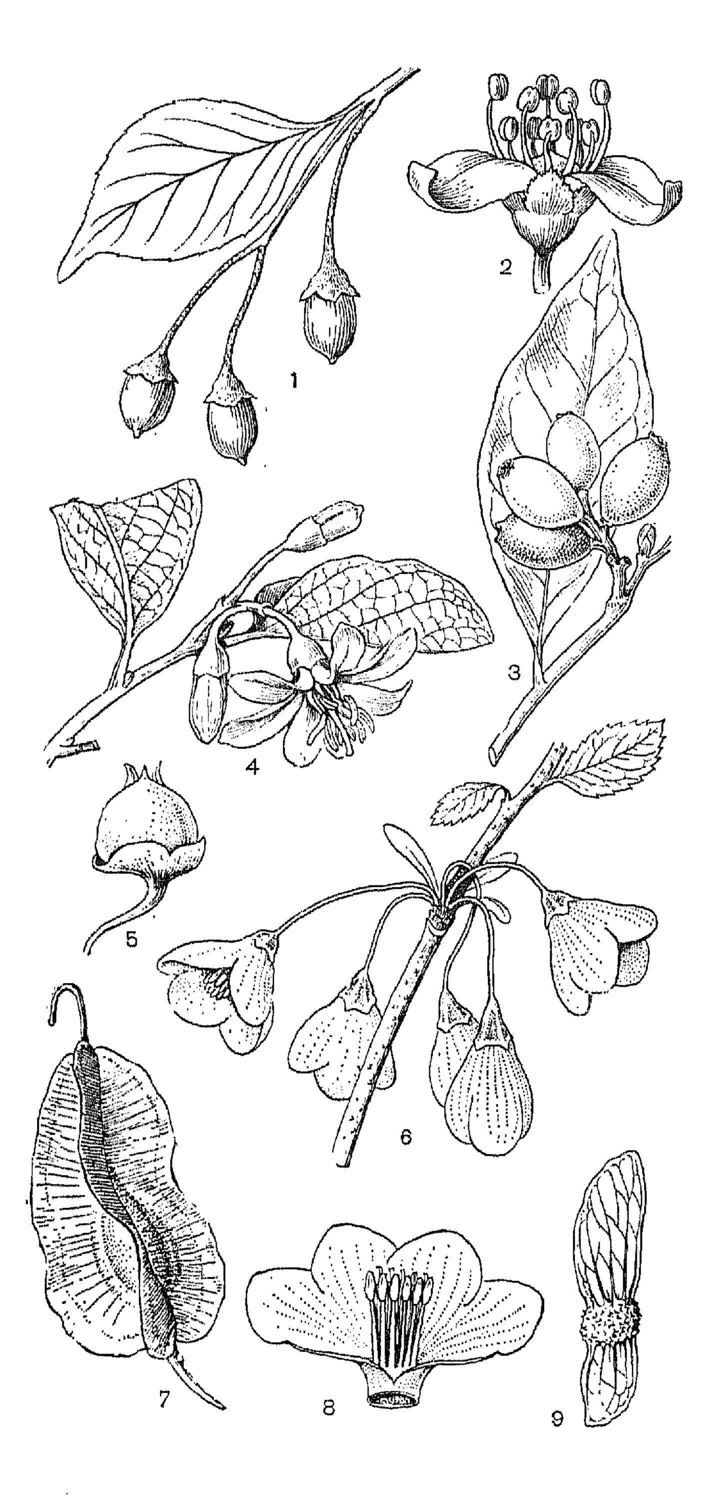



Рис. 51. Стираксовые и симплоковые.

Стиракс японский (Styrax japonicus): *1* — ветвь с плодами. Симплокос изменчивый (Symplocos variabilis): *2* — цветок; *3* — плоды. Стиракс лекарственный (S. officinalis): *4* — ветвь с цветками; *5* — плод. Халезия каролинская (Halesia carolina): *6* — ветвь с цветками; *7* — плод; *8* — цветок. Альнифиллум Форчуна (Alniphyllum fortunei): *9* — семя.

В культуре нередко можно встретить представителей и других родов этого семейства. В нашей стране декоративные виды стиракса, птеростиракса и халезии выращивают на Черноморском побережье Кавказа (табл. 15), Южном берегу Крыма, а североамериканская *халезия каролинская* (Halesia carolina, рис. 51) продвинулась еще дальше на север — растет она в ботанических садах Киева, Львова и в районе Полтавы. Особенно красиво это растение весной, когда покрывается массой нежных бело-розовых цветков, свисающих на длинных цветоножках.

## СЕМЕЙСТВО СИМПЛОКОВЫЕ (SYMPLOCACEAE)

Тесно связанное со стираксовыми семейство симплоковых состоит из одного большого рода *симплокос* (Symplocos, рис. 51), насчитывающего около 350 видов, распространенных в тропических и субтропических областях Азии, Австралии, Новой Каледонии и Америки, но отсутствующих в Африке и в Западной Азии. Около 7 видов симплокоса, произрастающих в Южной и Юго-Восточной Азии, иногда выделяют в отдельный род *кордилобласте* (Cordyloblaste).

Симплоковые — листопадные или вечнозеленые деревья или кустарники с очередными, цельными, часто кожистыми листьями. Растения, как правило, опушены, но без звездчатых волосков, столь характерных для большинства стираксовых. Цветки в колосьях, кистях или пучках, иногда одиночные, актиноморфные, обоеполые или реже полигамные, в отличие от стираксовых, снабжены маленькими прицветничками. Маленькая, зубчатая, остающаяся при плодах чашечка состоит из 5 сросшихся чашелистиков. Лепестков 5 или 10, более или менее сросшихся. Тычинок 5, 10, 15 или больше в 1—4 кругах, более или менее приросших к венчику; нити свободные или в разной степени сросшиеся. Гинецей из 5—2 плодолистиков, с тонким столбиком, заканчивающимся головчатым или 5—2-лопастным рыльцем; завязь нижняя или полунижняя, 5—2-гнездная, с 2—4 семязачатками в каждом гнезде. Плод костянковидный, увенчанный остающимися долями чашечки, обычно с 1 семенем в каждом гнезде. Семена с прямым или согнутым зародышем и обильным эндоспермом.

Большинство симплоковых, вероятно, перекрестноопыляемые растения. Как показали наблюдения над восточноазиатским *симплокосом метельчатым* (S. paniculata), одиночные экземпляры в культуре никогда не завязывали плодов, несмотря на обильное цветение. Нормально плодоносили лишь растения, посаженные группой и имеющие возможность пере-

крестно опыляться. Некоторые симплокосы цветут ночью и опыляются, вероятно, ночными насекомыми и животными. На рассвете деревья кажутся покрытыми пухом от множества распустившихся за ночь мелких белых цветков. Вскоре они начинают осыпаться и к 9 ч утра на дереве не остается ни одного раскрытого цветка. Только в сумерках начинают раскрываться новые бутоны.

Плоды симплоковых охотно поедают многие птицы. В зарослях *симплокоса поникшего* (S. cernua), растущего по склонам экваториальных Анд, пасутся целые стаи индеек, поедающих его похожие на сливу плоды. Плоды симплокосовых — излюбленное лакомство и летучих мышей, предпочитающих их плодам других растений. Обезьяны и летучие мыши с успехом отыскивают даже неприметные на фоне листвы голубовато-синие плоды *симплокоса пучковатого* (S. fasciculata). Листья некоторых видов имеют сладковатый привкус, и их охотно поедает домашний скот.

Растут симплоковые в подлеске вечнозеленых и листопадных лесов, в зарослях кустарников и на открытых пространствах. В Таиланде симплокосы образуют нижний ярус в вечнозеленых умеренных лесах. Встречаются они в бамбуковых и дубовых лесах, по краям мангровых зарослей, по берегам рек и потоков, по краям болот и на склонах холмов, нередко поднимаясь до высоты 2000 м над уровнем моря. В Восточных Гималаях известно их нахождение на высоте 3600 м над уровнем моря. Растут они на богатых алюминием почвах. Некоторые представители этого семейства красивы и культивируются как декоративные. Особенно привлекателен симплокос метельчатый, покрывающийся весной белыми душистыми цветками, а осенью украшенный кистями голубых плодов. Некоторое применение находят они и в медицине, и в красильной промышленности. Из корней *симплокоса красильного* (S. tinctoria), обычного в подлеске густых североамериканских лесов, получают желтую краску. В Японии для этих целей используют листья *симплокоса японского* (S. *lucida*), а в Индии красную и желтую краску получают из коры и листьев *симплокоса кистевидного* (S. racemosa). Кору этого растения и некоторых близких видов индусы применяют в народной медицине.

## СЕМЕЙСТВО ЭБЕНОВЫЕ (EBENACEAE)

Название семейства сохранено как производное от названия рода *эбенус* (Ebenus), ныне отнесенного к синонимам рода *диоспирос* (Diospyros). В семействе 2 рода и около 500 видов.

Эбеновые распространены преимущественно в тропических областях главным образом Старого Света и лишь немногие виды встречаются в субтропических или умеренно теплых районах Азии и Северной Америки. Семейство представлено деревьями или кустарниками, травы и лианы отсутствуют. Листья простые, очередные или супротивные, как правило, крупные, кожистые, вечнозеленые, реже опадающие в холодное или сухое время года. Цветки пазушные, одиночные или в мелких соцветиях, большей частью двудомные, реже обоеполые, актиноморфные, 3—7-членные. Чашечка, остающаяся обычно при плодах, разрастающая. Венчик опадающий, подпестичный или околопестичный, в почкосложении с налево закрученными долями. Тычинки в двойном или одинаковом числе с долями венчика, в первом случае в двух кругах, иногда тычинки многочисленные в результате расщепления и собраны в пучки. Гинецей из 2—8 плодолистиков; завязь верхняя, 2—16-гнездная. Плод — ягода, более или менее сочная, реже кожистая, с раскрывающимися створками; семена с тонкой кожурой и очень твердым эндоспермом; зародыш прямой или слегка согнутый.

Род *диоспирос*, или *хурма* (Diospyros), насчитывает около 500 видов, большинство из которых приурочено к лесам тропической зоны преимущественно северного полушария, заходя в южное полушарие главным образом в Африке, где в Гвинео-Конголезской области насчитывает более 30 видов рода. В этих лесах виды диоспирос встречаются в третьем ярусе, большей частью составляя по числу стволов всего несколько процентов от общего числа деревьев в них. Пожалуй, только некоторые африканские виды являются в отдельных районах господствующими, занимая до 50% общей поверхности крон. Все виды рода, как из тропических, так и из относительно умеренных областей, требовательны к влажности климата, практически не встречаясь в засушливых областях земного шара.

Наиболее широкую известность видам рода диоспирос принесли свойства их древесины. Особую популярность всегда имели виды, дающие древесину интенсивно-черного цвета, так что «черное дерево» в какой-то мере является синонимом «эбена». Это, однако, не является общим правилом, и многие тропические и субтропические виды поставляют так называемый «белый эбен», «бурый эбен», «красный эбен» и, наконец, «зеленый» эбен». Настоящее «черное дерево», или «черный эбен» (любопытно, что в русской литературе XVII—XVIII вв. «черное дерево» называлось обычно «гебан»), получается из многих видов рода, произрастающих на острове Шри-Ланка и в Индии, в Западной Африке, на Мадагаскаре, в Юго-Восточной Азии и в некоторых других областях тропической зоны

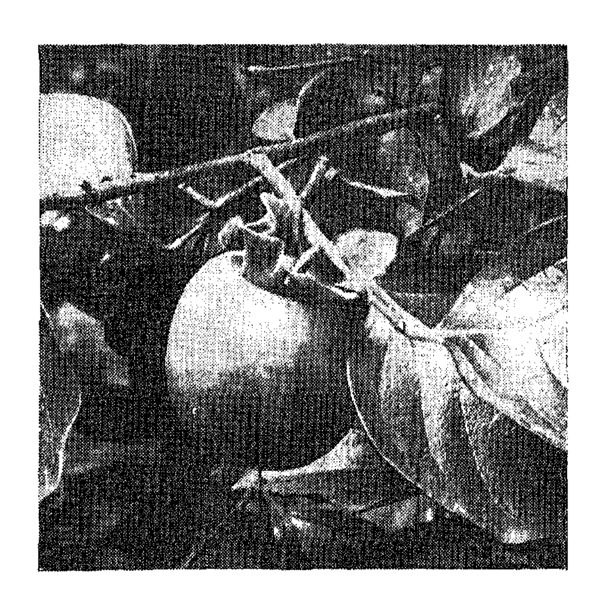


Рис. 52. Хурма восточная (Diospyros kaki), в Батумском ботаническом саду.

земного шара. Однако следует отметить, что под названием «эбенового дерева» на мировых лесных рынках встречается и древесина некоторых других родов, главным образом из семейства бобовых.

Интенсивно-черная древесина эбенового дерева, необычайной плотности и с своеобразным блеском, столь непохожая на древесину более обычных пород (особенно в странах умеренного пояса), не могла не привлечь внимания человека. Эбеновая древесина была известна еще в Древнем Египте, и египтяне получали ее из Абиссинии. Из драгоценного эбенового дерева выделывали многие орудия, в том числе сошники плугов, а также мелкие деревянные культовые изделия (преимущественно ларцы), находимые в погребениях фараонов, начиная с I и II династии (3400—2980 до н. э.). Геродот (484—425 до н. э.) указывает, что в числе даров, отправляемых эфиопами персидским царям, наряду с самородным золотом и слоновой костью находились также брусья эбенового дерева. Греческий натуралист Теофраст (350 до н. э.) знал уже два сорта эбенового дерева — из Эфиопии и из Индии; латинские писатели Вергилий (70—19 до н. э.) и Плиний Старший (23—79 н. э.) описывают применение эбенового дерева в Риме. После падения Римской империи черное дерево исчезло из Европы и появилось вновь уже во времена Возрождения, когда его стали привозить из Индии и островов Малайского архипелага. Долгое время оно считалось наиболее драгоценным из декоративных пород, и на французском языке термин «ébénisterie» и по сей день употребляется для обозначения изготовления ценной мебели и других деревянных изделий, аналогично нашему термину «краснодеревные работы».

В России производство мебели из черного дерева было особенно распространено при Петре Первом и его преемниках вплоть до конца XVIII в., когда оно стало уступать место красному дереву (Swietenia mahagoni). Выдающиеся мастера русской мебели XVIII в. оставили изумительные по изяществу деревянные предметы из черного дерева с инкрустациями из бронзы (столы, кресла, шкафчики), многие из которых до сих пор хранятся в музеях.

В настоящее время ценность черного дерева значительно снизилась в связи с развитием разного рода методов химической обработки древесины, позволяющей получить для любой древесины интенсивно-черную, стойкую окраску. Шире она используется в местах естественного произрастания для мелких поделок, резных изделий и т. д.

Интенсивная черная окраска древесины многих видов рода связана со своеобразным микробиологическим процессом, происходящим в живой древесине растущего дерева и затрагивающим только внутренние слои ствола, тогда как узкая заболонь, как правило, остается светлой. Время возникновения черного ядра чрезвычайно варьирует. Иногда оно встречается уже в небольших веточках, в других деревьях одного и того же вида, напротив, оно отсутствует даже в относительно крупных стволах.

Второй важной для человека особенностью ряда видов рода диоспирос является наличие у них съедобных плодов, играющих в некоторых областях земного шара значительную роль в питании населения. Таких видов в роде довольно много, но основные встречаются в Азии, в Африке и в Америке. Плоды очень варьируют в размерах: самые крупные из них, диаметром до 8—10 см, у *хурмы восточной* (D. kaki, рис. 52); самые мелкие у *хурмы кавказской* (D. lotus). У всех видов со съедобными плодами эти последние отличаются терпкостью, связанной с накоплением танинов, исчезающей в процессе хранения или при вымораживании. Вкусовые качества некоторых из них великолепны, причем их используют не только в свежем виде, но и сушеные, в виде компотов, сиропов и так далее.

В СССР естественно произрастает только один вид рода — хурма кавказская, или обыкновенная. Это достаточно широко распространенный вид, ареал которого простирается от Японии через Китай и Северный Индостан до запада Средиземноморья, вплоть до Испании. Впрочем, есть основания полагать, что западная часть ареала антропогенного проис-

хождения. Хурма обыкновенная (это название, впрочем, столь же мало оправдано, как и название «кавказская», поскольку она «обыкновенная» только для очень небольшой части ареала рода) растет в нижнем и среднем горных поясах, на Кавказе обычно до 600 м над уровнем моря, в Средней Азии она поднимается выше — до 2000 м. Чистые древостои образует редко, обычно растет вместе с каркасом, ясенем, кленами и другими лиственными породами. Дерево не требовательно к почве, растет часто на каменистых склонах, но светолюбиво, поэтому хорошо очищается от сучьев, что придает его стволам величественный колоннообразный вид. Недостаточно морозостойко, так как при температуре —20 °С часто обмерзает. Культивируется, но выглядит лучше в групповых посадках. Плоды мелкие, в свежем виде необычайно терпкие, вяжущие, богаты сахаром и витаминами. По вкусу несколько напоминают финики (но значительно им уступают), в связи с чем и возникло русское название рода — хурма, поскольку на некоторых диалектах Ирака и Ирана плоды финиковой пальмы (Phoenix dactylifera) так и называются «хурма». Эта смена объекта при сохранении названия довольно обычное явление, многократно отмечаемое этноботаниками. Этим же смешением объясняются английское и немецкое название плодов хурмы японской — date plum, Dattelpflaume, что уже представляет собой двойную путаницу, поскольку плоды хурмы японской уже никак на финики не похожи — ни по внешнему виду, ни по вкусу.

Наряду с хурмой обыкновенной в СССР в южных районах как плодовые растения культивируют хурму японскую, или хурму восточную (табл. 15). Плоды этого вида крупные, диаметром до 10 см, в процессе созревания несколько терпкие, в лежке часто полностью теряют терпкость. Хурма японская, вопреки названию, родом из Китая, но культурный ее ареал весьма велик и охватывает практически всю теплоумеренную и субтропическую зону северного полушария, включая Японию, все Средиземноморье и Северную Америку. Красивое дерево высотой обычно до 15 м, по облику несколько схоже с хурмой обыкновенной. Сортов хурмы японской чрезвычайно много. Существуют сорта бессемянные, партенокарпические, со светлой и темной мякотью; темномякотные плоды совершенно нетерпкие, даже в недозрелом состоянии, дозревшие с твердой мякотью, очень сладкие («корольки», или «шоколадная хурма»). Культура этого превосходного дерева у нас имеет все основания расширяться, и, действительно, хурмовые сады встречаются сейчас не только в Закавказье (где она известна с 1889 г.), но и в Средней Азии.

Некоторое распространение получила у нас также и *хурма вирджинская* (D. virginiana) — наиболее морозостойкий вид рода, выдерживающий у себя на родине морозы до —30 °С и ниже. Невысокое дерево с красивой кроной и темно-серой или коричневатой корой. Естественное распространение этого вида связано с Атлантическим побережьем Северной Америки. Этот вид имеет и некоторое лесопромышленное значение, относясь к так называемым «зеленым эбенам». Хурма вирджинская более известна под американским названием «персимон». Плоды вирджинского «персимона» чрезвычайно высоко расцениваются специалистами, утверждающими, что по питательности они стоят выше всех остальных плодов умеренной зоны. Селекционная работа с «персимоном» ведется в США, но в Советском Союзе достаточно обычные отдельные посадки хурмы вирджинской пока что ни на рынках, ни во вкусах потребителей не сумели вытеснить хурму японскую.

К диаспирусу близок род *эвклеа* (Euclea), насчитывающий около 20—25 видов. Он распространен в Африке и на Аравийском полуострове, но один из его видов произрастает на Коморских островах. Как и у диоспироса, плоды ее съедобные, а некоторые виды, например *эвклеа ложноэбеновая* (E. pseudoebenus), дают ценную древесину.

### СЕМЕЙСТВО САПОТОВЫЕ (SAPOTACEAE)

В семействе сапотовых до 40 (по мнению некоторых ботаников, до 75) родов и около 800 видов, распространенных в тропических и субтропических областях обоих полушарий. В Азии сапотовые не выходят за пределы тропической зоны, но в Африке они доходят до Марокко, где произрастает монотипный эндемичный род *аргания* (Argania). В Америке виды рода *бумелия* (Bumelia) доходят до Иллинойса и Вирджинии на севере и Аргентины на юге, а один из видов большого пантропического рода *планшонелла* (Planchonella) встречается в Новой Зеландии.

Сапотовые — деревья или кустарники с очередными, цельными, кожистыми листьями. У представителей юго-восточноазиатского рода *саркосперма* (Sarcosperma) листья супротивные или почти супротивные, редко почти мутовчатые. Молодые части растения, нижняя сторона листьев и цветочные почки часто опушены золотисто-коричневыми волосками. В листьях, коре, флоэме и сердцевине имеются особые млечные мешки, в которых накапливается углеводород гутта (высокомолекулярный транс-полиизопрен — изомер цис-полиизопрена, углеводорода натурального каучука). Членики

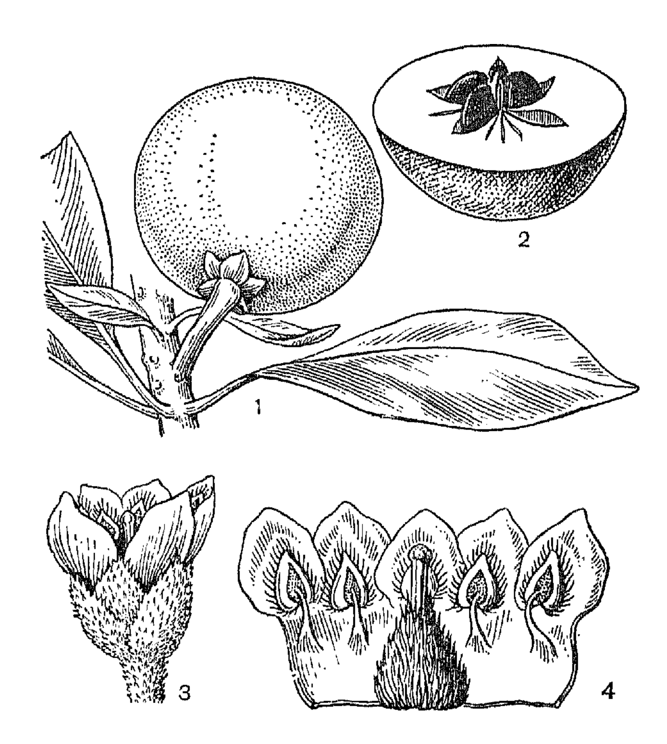



Рис. 53. Сапотовые.

Саподилла (Manilkara zapota): *1* — плод; *2* — плод в разрезе. Хризофиллум ширколистный (Chrysophyllum amplifolium): *3* — цветок; *4* — развернутый цветок.

сосудов с простой перфорацией. Цветки обычно довольно мелкие, одиночные или чаще собранные в кистевидные и метельчатые соцветия или пучки. У сапотовых часто встречается каулифлория. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные, часто снабженные мелкими опадающими прицветничками. Чашелистиков 4, 5, 6 или 8, свободных или слегка сросшихся при основании, расположенных в 1 или 2 кругах. Лепестки обычно в одинаковом числе с чашелистиками, у основания сросшиеся в короткую трубку. Тычинки в двойном, тройном или одинаковом числе с долями венчика; нити тычинок, приросшие к трубке венчика. Гинецей из 4—12, иногда из 14 плодолистиков; столбик заканчивается маленьким и часто лопастным рыльцем; завязь верхняя, обычно 4-—многогнездная, с 1 семязачатком в каждом гнезде; у рода саркосперма завязь 1—2-гнездная. Плоды сапотовых обычно ягодообразные, редко с кожистым околоплодником и раскрывающиеся, очень редко костянковидные (саркосперма). Семена часто с твердой и гладкой, толстой и блестящей кожурой и крупным зародышем со скудным маслянистым эндоспермом или без него.

Растут сапотовые в горных и низинных дождевых и муссонных лесах, в которых часто играют очень заметную роль. Встречаются они и на открытых известковых холмах, и во влажных ущельях, на морских побережьях, и на отрогах гор, иногда поднимаясь более чем на 2000 м над уровнем моря. Нередки они и среди мангровой растительности и в бамбуковых лесах, по берегам рек и озер, на окраинах густых лесов и в зарослях кустарников. В Африке они нередко доминируют среди прибрежной растительности и в низинных дождевых лесах. В Чили заросли колючего кустарника *путерии* (Pouteria) встречаются под пологом низкого жестколистного леса, сохранившегося только на северных склонах гор и в закрытых влажных ущельях.

Цветки сапотовых раскрываются, как правило, ночью и опыляются, вероятно, ночными опылителями. Они отличаются очень своеобразным и сильным запахом, напоминающим запах лисицы. Иногда цветки издают сладковатый аромат жженого сахара или пива. Нередко запах их недолговечен и исчезает раньше, чем опадут сами цветки. Так, например, раскрывающиеся при наступлении сумерек цветки *палаквиума обратнояйцевидного* (Palaquium obovatum) опадают лишь к концу следующего дня, а сопровождающий их цветение сильный запах жженого сахара или кислого молока исчезает уже в первый вечер. Некоторые из сапотовых — настоящие хироптерофилы, их раскрывающиеся ночью цветки опыляются летучими мышами. В отличие от большинства хироптерофилов они привлекают летучих мышей не нектаром и пыльцой, а очень сладким, легко отделяющимся от цветка венчиком. Хироптерофилии способствует характерная для многих сапотовых каулифлория.

Многие сапотовые цветут и плодоносят круглый год, с небольшими отклонениями в зависимости от сезона. У других же, как, например, у *палаквиума гуттоносного* (P. gutta) и палаквиума обратнояйцевидного, цветение связано со строго установленными погодными условиями. Цветочные почки этих растений развиваются до определенной степени, а затем затормаживаются в ожидании необходимой для их дальнейшего развития погоды и находятся в таком состоянии от нескольких месяцев до года и более.

Мясистые и часто ярко окрашенные плоды сапотовых поедают птицы и другие животные, распространяющие их семена. Так, на Ямайке карибские голуби (Columba caribbea) склевывают с дерева плоды *хризофиллума оливковидного* (Chrysophyllum oliviforme). Ярко-желтые и довольно крупные, длиной до 4 см, хорошо заметные на фоне темной зелени плоды другого вида — *хризофиллума ланцетовидного* (C. lanceolatum) — также поедают птицы. В Южной

Америке плоды *саподиллы* (Manilkara zapota, рис. 53) служат пищей для хохлатого гокко (Crax alector) из семейства древесных кур (Cracidae). Питаются плодами сапотовых и плодоядные голуби — большие, сильные птицы, с легкостью преодолевающие огромные расстояния, и бородатки (Capitonidae), а также птицы-носороги (Bucerotidae). Птицы лакомятся ими на дереве, а опавшие плоды поедают дикие свиньи и другие животные. Семена их при этом не претерпевают никаких изменений и полностью сохраняют способность к прорастанию.

Плоды многих сапотовых являются излюбленной пищей летучих мышей. Нередко они приносят большой вред, обрывая плоды и не давая собрать семена нужных человеку растений. В Индии, по сообщению Г. Ридли (1930), практически невозможно оградить гуттаперчевое дерево от воровских налетов летучих мышей. Плоды сапотовых поедают также обезьяны и белки, мустанги и даже виверры. Желтыми плодами *манилькары шеститычинковой* (M. hexandra) питаются медведи-губачи (Melursus ursinus), с легкостью взбирающиеся на это дерево. Сочной розовато-белой или красновато-коричневой мякотью саподиллы лакомится бинтуронг (Arctitis binturong). Плоды этого растения поедают и слоны, объедающие нижние ветви деревьев, и замбары — животные из семейства оленей (Cervidae). Какая-то часть плодов, вероятно, переносится реками и морскими течениями. Число плавающих плодов *мадуки Мотлейя* (Madhuca motleyana) нередко столь велико, что малайцы вылавливают их и используют для обмена. Семена путерии были выловлены у берегов Южной Англии, куда они были занесены Гольфстримом.

Среди сапотовых много полезных растений. Наиболее ценным является млечный сок (гутта), который прежде добывали из коры и листьев палаквиума гуттоносного (P. gutta), но это растение в настоящее время сохранилось лишь в культуре и не имеет промышленного значения. Гутту получают теперь из других видов палаквиума, видов *мимусопс* (Mimusops) и особенно из юго-восточноазиатской *пайены Леера* (Payena leerii), которую культивируют на Яве. Деревья срубают или надрезают и млечный сок, коагулируя, превращается в гуттаперчу. Гуттаперчу широко применяют для различных технических целей.

Из-за тяжелой и плотной древесины виды *сидероксилона* (Sideroxylon) заслужили название «железных деревьев». Хорошего качества и легкая в обработке древесина и у представителей африканского рода *анингерия* (Aningueria). Она отличается своеобразным приятным запахом, исчезающим при хранении. Плотную и чрезвычайно твердую древесину для поделочных работ доставляют хризофиллумы, *мадука индийская* (M. indica) и некоторые другие.

Семена некоторых сапотовых содержат большое количество, иногда до 50%, жира. Из семян африканского растения *бутироспермума Парка* (Butyrospermum parkii), называемого еще и «масляным деревом», получают масло. Экспортируемое в Европу, оно находит применение в мыловаренном и свечном производстве.

Плоды многих сапотовых съедобны и отличаются сладостью и очень хорошим вкусом. Особенно хороши внешне несколько похожие на груши зеленовато-коричневые шаровидные или эллипсоидальные плоды саподиллы родом из Мексики и Центральной Америки, с чрезвычайно вкусной и сладкой мякотью. Плоды некоторых сортов саподиллы бессемянные. Камедь из коры этого дерева, известная под названием «чикл», служит основой жевательной резинки. Саподиллу широко культивируют в тропических странах. Похожи по вкусу на них и плоды *пайены Леера* (P. leerii). В тропических странах как плодовые деревья культивируют также виды американского рода *калокарпум* (Calocarpum), *хризофиллум каинито*, или *«звездчатое яблоко»* (Chrysophyllum cainito), родом из Вест-Индии и Центральной Америки (его разрезанные поперек плоды похожи на звезду), *хризофиллум африканский* (C. africanum), виды путерии и некоторые другие. «*Мармеладный плод*» (Pouteria sapota) с его очень крупными и очень сладкими плодами был введен в культуру еще ацтеками и в настоящее время культивируется в тропической Америке и на Филиппинах.

Из сладких сочных цветков индийской *мадуки длиннолистной* (M. longifolia) готовят уксус и напитки, а масло, получаемое из семян, идет на изготовление свеч, мыла и маргарина. Получают масло и из семян мадуки индийской и семян и душистых цветков *мимусопса еленги* (Mimusops elengi). Листья *мимусопса Шимпера* (M. schimperi) использовали еще в Древнем Египте для изготовления гирлянд, которыми украшали мумии.

Менее известны лекарственные свойства сапотовых. Получаемые из них препараты используют при лечении бери-бери, паралича и ряда других болезней.

На Черноморском побережье Кавказа в Сухуми, выращивают *бумелию крепкую* (Bumelia tenax). Это североамериканское листопадное дерево с тяжелой и твердой древесиной, нередко растущее кустом, можно использовать для посадок на сухих и песчаных почвах и каменистых склонах.

## ПОРЯДОК ПЕРВОЦВЕТНЫЕ (PRIMULALES)

### СЕМЕЙСТВО МИРСИНОВЫЕ (MYRSINACEAE)

Мирсиновые распространены в тропических и субтропических областях обоих полушарий, достигая на севере Южной Кореи, Северного Китая и Японии, Мексики и Южной Флориды, а на юге — Новой Зеландии, Австралии, Южной Африки и Северной Аргентины (провинция Тукуман). За исключением южнокитайской полутравянистой бесстебельной розеточной *ардисии примулолистной* (Ardisia primulifolia), все мирсиновые — древесные растения. Большинство видов — вечнозеленые (редко листопадные) кустарники или небольшие деревья с очередным или реже почти мутовчатым листорасположением. Кожистые листья с с цельным, зубчатым, пильчатым или городчатым краем, часто скучены на верхушках побегов. Листья, цветки, плоды мирсиновых усеяны железистыми точками, иногда черточками от содержащихся в них секреторных клеток и схизогенных полостей с желтым или красновато-бурым содержимым. Они часто видны простым глазом и позволяют легко распознавать эти растения.

Белые или розовые, реже красные, желтые, коричневые или зеленоватые мелкие цветки мирсиновых собраны в метельчатые или кистевидные соцветия, в пучки или полузонтики (табл. 16). Цветки обоеполые или однополые (двудомные), актиноморфные, обычно 4—5-членные, со свободными или сросшимися у основания чашелистиками, остающимися при плодах, и сростнолепестным венчиком. Тычинки в одинаковом числе с лепестками и супротивны им, обычно с короткими нитями, приросшими к трубке венчика. Пыльники вскрываются продольно или апикальными порами. Завязь верхняя (у рода меса — *Maesa* — полунижняя), с многочисленными или немногими семязачатками, которые обычно погружены в ткань свободной центральной плаценты, за исключением рода меса, у которого они не погружены или погружены лишь поверхностно. Плоды у мирсиновых — красные, черные или белые блестящие костянки или ягоды, мелкие, часто величиной с горошину, односемянные (за исключением рода меса). У некоторых мирсиновых они съедобны и употребляются в пищу местным населением. Семена мелкие, темно-коричневые или черные, с тонкой кожурой, с обильным мясистым или роговидным эндоспермом и с прямым или слегка согнутым зародышем.

Семейство насчитывает 35 родов и около 1000 видов. Все они, за исключением месы и *эгицераса* (Aegiceras), принадлежат к подсемейству мирсиновых (Myrsinoideae). Среди важнейших родов этой группы можно назвать *мирсину* (Myrsine), *рапанею* (Rapanea), *эмбелию* (Embelia) и ардисию. Род мирсина насчитывает всего 7 видов, распространенных на Азорских островах и от Африки до Китая. Наиболее широко распространена *мирсина африканская* (M. africana) — красивый вечнозеленый кустарник или невысокое деревце (высотой до 2 м) с мелкими кожистыми пильчатыми листьями, крошечными цветками и красными ягодами. Она встречается от Азорских островов до Южной Африки, Гималаев и Центрального Китая. Это растение — характерный элемент подлеска широколиственного лаврового и можжевелового лесов на Азорских островах. Оно обычно также в зарослях кустарников на скалистых склонах гор в Восточной Африке, где поднимается до 2700—3500 м над уровнем моря. Очень близкий к мирсине и часто объединяется с ней род рапанея с 200 видами, распространенными в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Род меса, имеющий полунижнюю завязь и многосемянные плоды (многокосточковые костянки), составляет отдельное подсемейство месовые (Maesoideae). Оно насчитывает около 200 видов, распространенных в тропических и субтропических областях Старого Света. У палеотропического рода эгицерас (подсемейство эгицерасовые — Aegiceratoideae), в отличие от остальных мирсиновых, плод — удлиненная коробочка с крупным семенем без эндосперма.

Жизненные формы представителей семейства разнообразны — от крупных деревьев (высотой 25—30 м), кустарников, иногда с вьющимися ветвями, лиан и эпифитов, кустарничков до полутравянистых растений. Среди мирсиновых известны розеточные деревья. Некоторые мирсиновые, например виды *тапеиноспермы* (Tapeinosperma), произрастающие в нижнем ярусе влажного тропического леса на Соломоновых островах, в Новой Гвинее, Новой Каледонии и на островах Фиджи,— невысокие деревца или кустарники, напоминающие своим обликом пальму, с прямым неветвящимся стволом, несущим на верхушке подобие розетки из крупных цельнокрайних листьев (у *тапеиноспермы толстостебельной* — T. pachycaulum — длиной до 105 см и шириной 38 см). Большинство представителей рода эмбелия, насчитывающего более 130 видов в тропиках и субтропиках Старого Света, а также некоторые виды месы — лианы, превращающиеся при отсутствии опоры в кустарники с вьющимися ветвями. Олиственные дорсивентральные ветви *эмбелии многоножковой* (Embelia polypodioides)

и *онкостемума папоротникового* (Oncostemum filicinum) с мелкими, почти сидячими листьями удивительно напоминают листья папоротников. Некоторые виды рода *граммадения* (Grammadenia) — эпифитные кустарники, поселяющиеся в кронах крупных деревьев в горных лесах тропической Америки. Наибольшее разнообразие жизненных форм наблюдается у самого крупного рода мирсиновых — ардисии, около 250 (по мнению некоторых авторов, до 400) видов которого произрастает в тропических и субтропических областях обоих полушарий (отсутствует в Африке).

Большинство видов мирсиновых — растения влажных тропических и субтропических лесов и зарослей кустарников. Они растут главным образом под пологом леса — в подлеске, реже в нижнем древесном ярусе или на влажной почве. Мирсиновые поднимаются в горы нередко на значительную высоту — до 4300 м над уровнем моря. Некоторые виды произрастают на морских побережьях, в сухих прибрежных лесах и зарослях кустарников, в саваннах, а также в болотистых лесах и в мангровых формациях.

Одно из распространенных растений мангровых лесов на илистых побережьях Индийского и Тихого океанов, защищенных от прибоя, но заливаемых во время прилива,— род эгицерас. Он включает 2 вида. *Эгицерас рожковидный* (Aegiceras corniculatum, рис. 54) обычен в мангровых лесах от Индии и Шри-Ланки до Южного Китая и Северо-Восточной Австралии; *эгицерас цветущий* (A. floridum) встречается только в Малезии. Это кустарники или небольшие деревца, высотой не более 8 м, с дыхательными корнями (пневматофорами), снабжающими растение кислородом, с кожистыми листьями, нередко покрытыми кристаллами солей, выделяемых солевыми желёзками. Они растут в мангровых болотах по берегам рек и эстуариев и приурочены главным образом к внутренней зоне мангров, где менее всего ощущается влияние соленой воды. Половинки пыльников у эгицераса, а также у *ардисии эллиптической* (Ardisia elliptica) разделены поперечными перегородками на многочисленные камеры, заполненные пыльцой. Обильно образующиеся продолговатые, изогнутые, как козий рог, остроконечные, кожистые коробочки длиной до 8 см окружены в основании асимметричной чашечкой. Единственное крупное удлиненное семя без периода покоя прорастает в плоде, висящем на дереве. Как и многие мангровые, эгицерас — живородящее растение. Однако у него проросток прорывает эпикарпий плода лишь после опадения плодов, которые переносятся морской водой. Кроме эгицераса, в мангровых лесах встречаются и другие мирсиновые: ардисия эллиптическая, *рапанея зонтичковая* (Rapanea umbellulata).

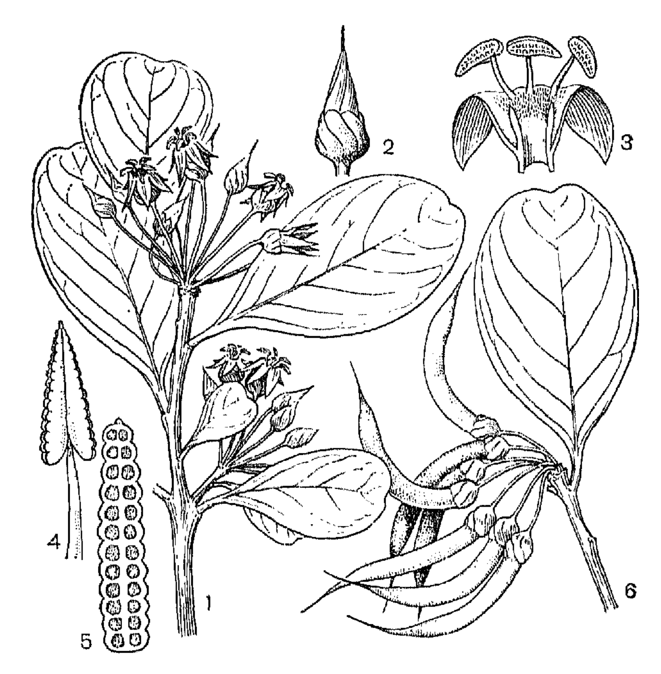



Рис. 54. Эгицерас рожковидный (Aegiceras corniculatum):

*1* — цветущий побег; *2* — цветочный бутон (видна асимметричная чашечка); *3* — фрагмент цветка (венчик с тычинками); *4* — тычинка; *5* — продольный разрез гнезда пыльника, разделенного перегородками на камеры; *6* — фрагмент побега с плодами.

Строение ароматных, ярко окрашенных цветков, собранных в соцветия, кольцо из сросшихся тычиночных нитей у ряда растений, выделяющее нектар, а также протогиния у некоторых видов, очевидно, указывают на насекомоопыление у мирсиновых. У всех видов мадагаскарского рода *монопорус* (Monoporus) наблюдается агамоспермия — размножение семенами, образующимися без оплодотворения.

Птицы охотно поедают некрупные сочные костянки и ягоды мирсиновых. Ими питаются короткопалые дрозды (бульбули), мухоловки, плодоядные голуби. Семена южноафриканской *рапанеи чернолубяной* (R. melanophloeos) распространяются голубями и слонами, которые вместе с листвой проглатывают и плоды. Семена этого растения хорошо сохраняются после прохождения через желудочно-кишечный тракт слонов и прорастают через 1—2 месяца.

*Ардисия городчатая* (A. crenata, рис. 55), как и некоторые другие виды этого рода, характеризуется своеобразной формой симбиоза с бактериями. У этих видов листья имеют вздутия (узелки), правильно расположенные по краю листа в зубцах или выемках, или просто в окончаниях боковых жилок или жилочек, которые придают листу своеобразную волнистость. Краевые узелки имеются также у восточноази-

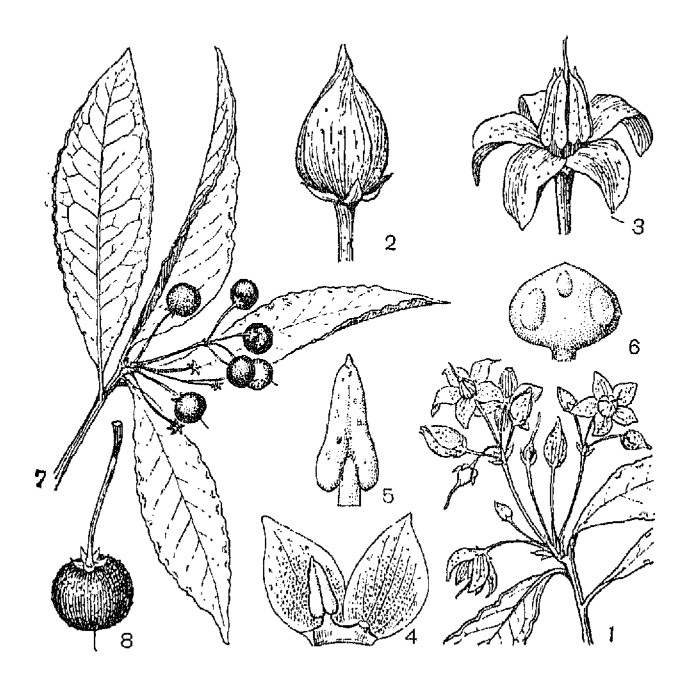



Рис. 55. Ардисия городчатая (Ardisia crenata):

*1* — соцветие; *2* — цветочный бутон; *3* — цветок; *4* — лепестки с тычинкой; *5* — тычинка; *6* — плацента с семязачатками; *7* — побег с плодами и листьями (по краю листьев видны «узелковые» вздутия); *8* — плод.

атских родов *амблиантус* (Amblyanthus) и *амблиантопсис* (Amblyanthopsis). Межклетники таких узелков у ардисии городчатой заполнены бактериями, которые были обнаружены также в точке роста, в гинецее, в семенах этого растения. Любопытно, что семена у ардисии городчатой, как и у эгицераса, прорастают на материнском растении. Зародышевый корешок прорывает кожуру еще не опавших плодов. При прорастании семени бактерии попадают в точку роста проростка, проникают внутрь листовых зачатков через устьица, образуя по краю их узелки, а также в цветочную почку, в гинецей, а затем в семена. При отсутствии бактерий растение полностью теряет способность к нормальному развитию. Как установлено новейшими исследованиями, бактерии обеспечивают растение ростовыми веществами, которые оно само не может синтезировать. Оказалось, что ардисия городчатая и *ардисия курчавая* (A. crispa) имеют различных бактериальных симбионтов. Бактерии были обнаружены во всех частях растения и у *ардисии приземистой* (A. humilis), у которой на корнях имеются узелковые вздутия. У ардисии городчатой отмечена также эндомикориза — симбиоз корней растения с грибами.

Лишь немногие виды этого семейства имеют практическое значение. Различные виды мирсиновых издавна культивируются как декоративные растения из-за красоты вечнозеленой листвы, цветков и плодов. Некоторые мирсиновые использовались в Японии в древнейшей культуре карликовых растений. Многие мирсиновые имеют лекарственное значение.

## СЕМЕЙСТВО ТЕОФРАСТОВЫЕ (THEOPHRASTACEAE)

Тесно связано с мирсиновыми небольшое тропическое семейство теофрастовых, эндемичное для Нового Света. Оно состоит из 4—5 родов и около 110 видов, распространенных от Мексики, Южной Флориды и Багамских островов до Северного Парагвая. Все представители семейства — древесные растения (рис. 56). Виды *клавихи* (Clavija) и *теофрасты* (Theophrasta) — невысокие деревца или кустарники, внешне напоминающие пальму. Тонкий, стройный, обычно неветвящийся ствол с колючими чешуями несет на верхушке подобие розетки из крупных короткочерешчатых листьев (длиной более метра у *клавихи большой* — C. grandis). Своеобразная форма роста деревьев клавихи придает характерный облик некоторым ландшафтам тропической Америки, в частности Венесуэлы. *Деерэния кубинская* (Deherainia cubensis), иногда выделяемая в отдельный род *неомеция* (Neomezia), — кустарничек высотой не более 10—30 см, с верхушечной «розеткой» листьев, расположенной вблизи почвы. Виды *жакинии* (Jacquinia, рис. 56), в отличие от остальных представителей семейства, — сильно разветвленные, обычно невысокие колючие кустарники, редко маленькие деревца. Некоторые из них шаровидной формой кроны и жесткими удлиненно-остроконечными колющими листьями напоминают колючие кустарники Средиземноморья. Кожистые, цельнокрайние или колючезубчатые, лишенные прилистников листья очередные, часто расположенные в ложных мутовках на верхушках побегов.

Замечательная особенность теофрастовых — присутствие под эпидермой склеренхимных волокон, часто заметных простым глазом и придающих листьям своеобразный шелковистый блеск; склеренхимные элементы имеются и по краю листа; они у видов клавихи и теофрасты придают прочность крупным и немногочисленным листьям. Секреторные клетки и схизогенные полости, столь характерные для мирсиновых, отсутствуют.

Белые или желтые, красные, оранжевые или оранжево-красные, редко розовые или даже зеленые цветки, обычно крупные и душистые, собраны в верхушечные или боковые кисти, щитки или метелки; у деерэнии соцветие редуцировано до 1 цветка; известна у теофра-

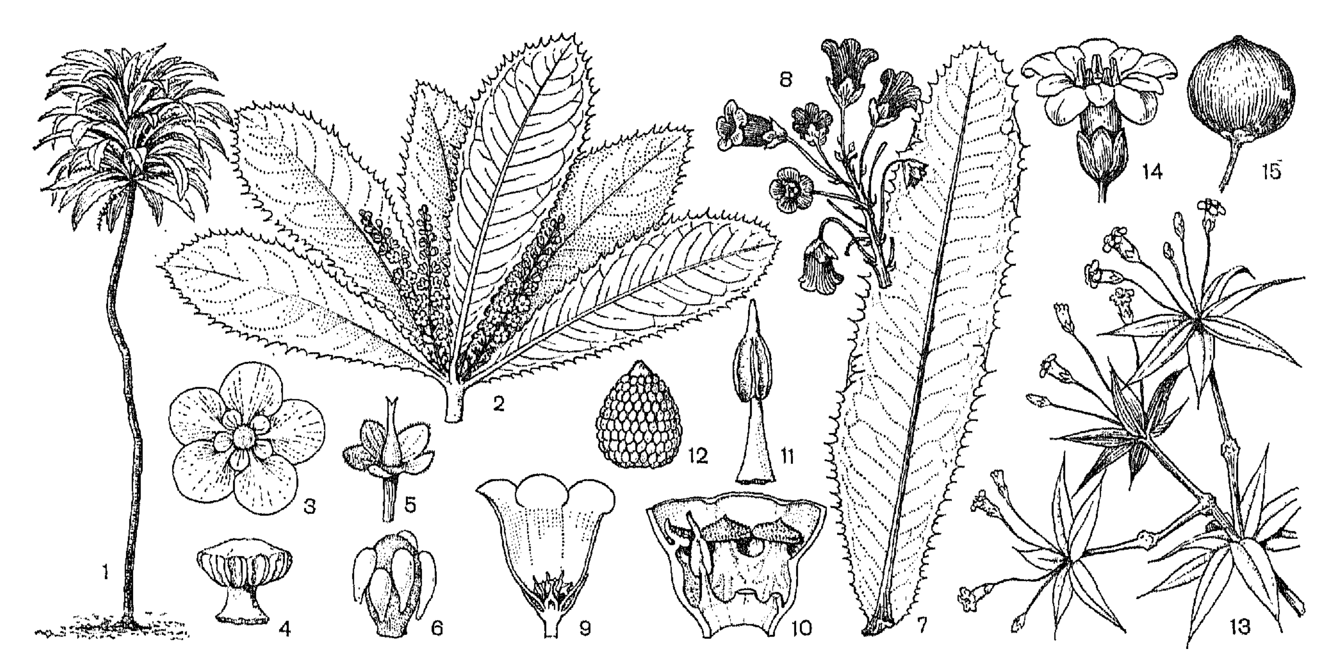



Рис. 56. Теофрастовые.

Клавиха длиннолистная (Clavija longifolia): *1* — общий вид растения. Клавиха колючая (C. pungens): *2* — цветущий побег; *3* — мужской цветок (вид сверху); *4* — тычиночная трубка; *5* — женский цветок (лепестки удалены); *6* — плацента с семязачатками. Теофраста Жюсье (Theophrasta jussieui): *7* — лист; *8* — фрагмент соцветия; *9* — продольный разрез цветка; *10* — нижняя часть цветка со стаминодиями и тычинками; *11* — тычинка; *12* — плацента с семязачатками. Жакиния шиповатая (Jacquinia aculeata): *13* — цветущий побег; *14* — цветок; *15* — плод.

стовых и каулифлория (клавиха). Цветки обоеполые или полигамно-двудомные (клавиха), актиноморфные, 4—5-членные, со свободными или, редко, сросшимися у основания (клавиха), остающимися при плодах чашелистиками и сростнолепестным, мясистым, с короткой трубкой венчиком. Чашелистики и лепестки с железистыми полосками и точками. Тычинок, как и лепестков, 5; они супротивны им, со свободными или сросшимися в трубку (клавиха) нитями, приросшими к трубке венчика близ основания. Пыльники вскрываются продольно, экстрорзные, обычно с надсвязником. Кроме внутреннего круга фертильных тычинок, имеется также внешний круг лепестковидных (жакиния) или похожих на желёзки стаминодиев, супротивных чашелистикам. Гинецей из 5 плодолистиков, со столбиком, заканчивающимся цельным или неправильно лопастным дисковидным или коническим рыльцем; завязь верхняя, с многочисленными семязачатками, погруженными в слизь на свободной центральной или редко базальной плаценте. Строение ароматных цветков теофрастовых, яркая окраска венчика, однополость (у клавихи), крупные лепестковидные стаминодии (у жакинии), обилие сахара в лепестках и стаминодиях, как у *теофрасты Жюсье* (Theophrasta jussieui, рис. 56), указывают на опыление этих растений насекомыми.

Плоды у теофрастовых — красные, оранжевые, шафранно-желтые, желто-коричневые или зеленоватые сочные ягоды, иногда плоды почти сухие, нераскрывающиеся, с несколькими (обычно 3—5) или многочисленными семенами в сладкой слизистой мякоти; редко плод — 1-семянная костянка. У некоторых видов клавихи плоды съедобны. Крупные семена с тонкой кожурой, обильным роговидным эндоспермом и прямым зародышем. Блестящие оранжевые плоды *жакинии браслетной* (Jacquinia armillaris), широко распространенной на морских побережьях Антильских островов, охотно поедают птицы. Сухие плоды этого растения местные жители Вест-Индии используют для изготовления браслетов, чем и объясняется название.

Важнейшие роды семейства — клавиха и жакиния. Род клавиха, включающий 55 видов, распространен главным образом в Южной Америке. Розеточные деревца клавихи встречаются в подлеске горных лесов на высоте до 2600 м над уровнем моря в Андах, а также в кампосе — саваннах Южной Америки. Большинство видов жакинии (всего их известно около 50) сосредоточено в Мексике и на Антильских островах. Виды жакинии — характерные растения песчаных морских побережий и коралловых известняков Вест-Индии и Южной Америки; они встречаются также в саваннах и

в горных районах — в сухих ксерофитных формациях с древовидными кактусами и агавами. Так, *жакиния колючая* (J. pungens) — в Сонорской пустыне (Мексика). Род теофраста с 2 видами эндемичен для лесов острова Гаити. Он назван в честь древнегреческого философа и естествоиспытателя, «отца ботаники» Теофраста. Род деерэния (3 вида) распространен во влажных лесах Мексики и Кубы.

Из-за своей необычной формы роста и красивой листвы и цветков теофрастовые являются излюбленными объектами оранжерейной культуры. Виды жакинии используются часто в Мексике и на Антильских островах при ловле рыбы как рыбный яд. Из *жакинии Селера* (J. seleriana) жители Мексики получали яд для стрел. Кору корней видов клавихи применяют в Южной Америке в народной медицине.

## СЕМЕЙСТВО ПЕРВОЦВЕТНЫЕ (PRIMULACEAE)

К мирсиновым стоит очень близко семейство первоцветных (30 родов и около 1000 видов), широко распространенное по земному шару, но главным образом в умеренных и холодных областях северного полушария. Многие виды произрастают в горах и в Арктике.

Первоцветные (рис. 57) — это преимущественно многолетние корневищные травы разнообразного облика, часто с розеткой листьев и безлистным стеблем-стрелкой, обычно наземные, редко водные (*турча* — Hottonia). У видов рода *цикламен* (Cyclamen) имеется многолетний клубень гипокотильного происхождения диаметром до 10 см, несущий розетки листьев и цветоносы с одиночными цветками. Однолетников у первоцветных известно немного. Это главным образом виды родов *очный цвет* (Anagallis) и *проломник* (Androsace). Есть среди первоцветных и низкие, нередко подушковидные ксерофитные кустарники или полукустарники. Они особенно характерны для горного западноазиатского рода *дионисия* (Dionysia). Наиболее плотные подушки образуют вечнозеленые *дионисия моховидная* (D. bryoides) и *дионисия диапенсиелистная* (D. diapensiifolia); у последнего вида они достигают в диаметре 1 м. Ветви растений-подушек очень плотно усажены мелкими, отмирающими снизу листьями. Интересной особенностью этих видов является их медленный, но непрерывный рост, в результате чего в древесине ветвей не образуются годичные кольца. Подушковидными растениями являются также *проломник швейцарский* (A. helvetica) и *проломник охотский* (A. ochotensis).

Стебли у большинства первоцветных прямостоячие, реже восходящие, иногда ползучие, как у вечнозеленого лугового растения *вербейника монетчатого*, или *лугового чая* (Lysimachia nummularia) и некоторых видов очного цвета, растущих в горах Килиманджаро у границы вечных снегов. Листья обычно цельные, разнообразные по форме, очень редко перисторассеченные (турча), от очень мелких до относительно крупных, длиной 15—20 см, иногда довольно мясистые (виды *первоцвета* — Primula, *главкс* — Glaux), с более или менее длинными черешками или сидячие. Часто листья собраны в прикорневую розетку. На олиственных же стеблях они очередные или супротивные, реже мутовчатые, без прилистников. Листья могут быть голыми или разнообразно опушенными; у многих видов первоцвета и дионисии они имеют характерный беловатый или желтоватый мучнистый налет.

Цветки одиночные, пазушные, или верхушечные, или чаще собранные в верхушечные или пазушные соцветия — зонтиковидные, головчатые, метельчатые или кистевидные. Иногда цветочные стрелки несут несколько расставленных многоцветковых мутовок. Такие, похожие на канделябры, соцветия имеют некоторые азиатские первоцветы, например *первоцвет японский* (P. japonica) — один из красивейших представителей рода. Небольшие по размеру цветки первоцветных имеют весьма разнообразную, обычно яркую окраску; они обоеполые, актиноморфные (только у средиземноморского рода *корис* — Coris — зигоморфные), пятичленные, редко семи- — девятичленные (*седмичник* — Trientalis, виды *вербейника* — Lysimachia, монотипный гималайский род *бриокарпум* — Bryocarpum), часто гетеростильные. Околоцветник сростнолистный. Чашечка, остающаяся при плодах, трубчатая, воронковидная или колокольчатая, наверху с зубцами или более или менее глубоко раздельная, иногда почти до основания (седмичник, очный цвет, виды вербейника и др.). Венчик обычно с длинной (первоцвет, дионисия) или короткой (проломник, цикламен) трубкой и колесовидным, воронковидным или блюдцевидным отгибом. У некоторых первоцветных венчик не дифференцирован на трубку и отгиб, он трубчатый (монотипный кавказский род *срединския* — Sredinskya), колокольчатый (*сольданелла* — Soldanella, табл. 16) или, как и чашечка, почти до основания раздельный (седмичник, очный цвет). Очень своеобразны из-за сильно отогнутых вверх лепестков венчики цикламена и *додекатеона* (Dodecatheon, табл. 16). Как правило, венчик длиннее чашечки, но у средиземноморского рода *астеролинон* (Asterolinon) и южноамериканского *пеллетиера* (Pelletiera) он в несколько раз короче ее. У рода главкс венчика нет совсем и его заменяет окрашенная чашечка.

Рис. 57. Первоцветные.

Додекатеон обыкновенный (Dodecatheon meadia): *1* — общий вид растения; *2* — трубка венчика с конусообразно сложенными пыльниками и столбиком; *3* — коробочка. Вербейник монетчатый, или луговой чай (Lysimachia nummularia): *4* — часть растения с цветками. Цикламен пурпуровый (Cyclamen purpurascens): *5* — цветок; *6* — клубень и плоды на спирально закрученных цветоножках. Турча болотная (Hottonia palustris): *7* — общий вид растения с цветками. Первоцвет японский (Primula japonica): *8* — общий вид растения с цветками. Первоцвет весенний (P. veris): *9* — плод. Очный цвет полевой (Anagallis arvensis): *10* — часть растения с цветками; *11* — плод. Бриокарпум гималайский (Bryocarpum himalaicum): *12* — плод. Сольданелла маленькая (Soldanella minima): *13* — общий вид растения с цветками. Дионисия арециевидная (Dionysia aretioides): *14* — часть растения с цветками.

Тычинки прикреплены к венчику и располагаются супротивно его долям; они или скрыты в венчике, или выставляются из него (наиболее сильно у рода додекатеон). Нити тычинок обычно короткие и свободные, иногда внизу расширенные и сросшиеся, образуя трубку или кольцо (*кортуза* — Cortusa, виды вербейника, додекатеона). У родов додекатеон, цикламен и сольданелла крупные пыльники образуют конус вокруг столбика, что является приспособлением к перекрестному опылению, о чем будет сказано ниже. Иногда между лопастями венчика супротивно чашелистикам имеются чередующиеся с тычинками стаминодии в виде чешуек или зубцов (проломник, виды сольданеллы). Гинецей лизикарпный, состоящий из пяти плодолистиков. Столбик с головчатым или усеченным рыльцем. Завязь верхняя, и только у космополитного рода *самолус* (Samolus) полунижняя. Семязачатки от многочисленных до нескольких или одного. Плод — коробочка, обычно вскрывающаяся зубцами на верхушке или створками. У родов очный цвет, *поматосаце* (Pomatosace) и бриокарпум коробочка растрескивается правильным поперечным кольцом, в результате чего от нее отделяется полусферическая крышечка. Эта особая разновидность коробочки называется крыночкой. Семена имеют маленький зародыш и обильный эндосперм. Поверхность семян часто с разнообразной скульптурой. У некоторых первоцветов семена снабжены маслянистым придатком — элайосомой.

Наибольшее число первоцветных встречается в горных районах, а также в Арктике. Старый Свет несравненно богаче родами и видами, чем Новый Свет. Самый крупный род семейства — первоцвет (свыше 500 видов) — произрастает в умеренном, субтропическом и холодном поясе северного полушария, но два его представителя проникли и за экватор. Один из них — *первоцвет мучнистый* (P. farinosa, табл. 16), который, будучи широко распространенным в северном полушарии, встречается и в Южной Америке от Чили до Огненной Земли и Фолклендских островов. Другой вид — *первоцвет королевский* (P. imperialis) — обитает на острове Ява. Центры видового разнообразия первоцветов — Гималаи, горы Юго-Западного Китая и Средней Азии, Кавказ и Альпы. Космополитно распространен вербейник (около 200 видов), но большинство его видов обитает в Восточной Азии и Северной Америке. В северном полушарии, особенно в Гималаях и Китае, произрастают представители рода проломник (около 100 видов). Род цикламен (15 видов) распространен в Средиземноморье, Крыму, Юго-Западной Азии (до Ирана). В горах Средней и Южной Европы от Пиренеев до Карпат встречаются виды сольданеллы (11 видов), а в горах Юго-Западной и отчасти Средней Азии — дионисии (около 40 видов). Для Северной Америки характерен род додекатеон (около 50 видов), лишь один вид его встречается также на Чукотском полуострове. Только один монотипный род пеллетиера эндемичен для южного полушария (Южная Америка). За пределы тропического пояса не выходит род *ардизиандра* (Ardisiandra) с одним видом, произрастающим в горах экваториальной Африки.

Большинство первоцветных обитает в горах, на влажных альпийских и субальпийских лугах, по берегам рек и ручьев, у ключей и тающих снежников (многочисленные виды первоцвета, сольданелла и др.), а также на скалах и сухих каменистых склонах (дионисия, виды проломника). Первоцветы часто образуют красочные альпийские ковры. Некоторые представители семейства обитают на равнинных лугах и по берегам водоемов (первоцвет, вербейник). Довольно много первоцветных можно встретить в тундре (первоцвет, проломник, американский род *дугласия* — Douglasia). По мелководьям озер и прудов небольшие заросли образуют виды турчи — в Европе *турча болотная* (H. palustris), в Северной Америке — *турча вздутая* (H. inflata). Это свободно плавающие растения с подводными тонко перисторассеченными листьями и возвышающимися над водой соцветиями. Единственный представитель рода главкс — *главкс приморский* (G. maritima) — галофит, растущий на низких сырых илистых и галечниковых морских побережьях и других засоленных местообитаниях. (Имеются сведения, что цветки этого растения опыляются муравьями.) Характерным обитателем елового леса является седмичник европейский. В горных, большей частью буковых и дубовых лесах и кустарниках по каменистым и мелкоземистым склонам и известняковым скалам растут многие виды цикламена. В разнообразных экологических условиях произрастают виды рода додекатеон, встречаясь от уровня моря до больших высот и от областей с мягким климатом на юге Калифорнии до арктических районов Аляски и засушливых территорий Большого Бассейна. *Очный цвет полевой* (A. arvensis, рис. 57) — почти космополитный сорняк на полях, залежах, пустырях, у дорог и жилья.

Немногочисленные тропические представители первоцветных произрастают в горах от среднего горного пояса до высокогорий и вечных снегов. Очень редко они встречаются в дождевых тропических лесах (например, род ардизиандра).

Многие представители семейства цветут ранней весной, являясь обычными компонентами

весенней флоры. А голубые сольданеллы часто возвышаются над еще не растаявшим снегом. Большинство цикламенов начинает цвести еще зимой, и их цветение продолжается с января до мая, но у других видов цветки появляются в конце лета или осенью. Раннее цветение первоцветных, так же как и других весенних растений, происходит потому, что в их почках возобновления уже с осени закладываются побеги с соцветиями. Рост и развитие соцветий происходит у них в зимние и весенние месяцы, под снегом. Сразу же после таяния снега полностью сформированные побеги начинают быстро расти и растение вскоре зацветает. Виды других родов — вербейник, очный цвет, турча, главкс, самолус — цветут летом, до осени.

Большинство первоцветных опыляют насекомые, но среди них встречаются также самоопыляющиеся виды. Приспособления к перекрестному опылению у них различны. Одно из них — диморфная гетеростилия, классическим примером которой являются цветки первоцвета. Многие виды этого рода, в частности широко распространенные *первоцвет весенний* (Primula veris), *первоцвет мучнистый* (P. farinosa) и *первоцвет высокий* (P. elatior), имеют две формы цветков: длинностолбиковые на одних растениях и короткостолбиковые — на других. У длинностолбиковой формы в зеве цветка на уровне отгиба или чуть выше расположено рыльце, тычинки прикреплены к средней части трубки венчика, в то время как у короткостолбиковой формы наоборот — в зеве венчика видны тычинки, прикрепленные к верхней части трубки, а рыльце находится на том же уровне, что и тычинки у первой формы. В популяциях первоцветов встречается примерно одинаковое количество тех и других особей. Цветки первоцветов гомогамные, их рыльца и пыльники созревают одновременно. Насекомые посещают их ради нектара и пыльцы. Нектар находится на дне довольно длинной цветочной трубки и поэтому может быть доступен главным образом длиннохоботковым насекомым. Наиболее обычными опылителями первоцветов являются шмели, ранние (длиннохоботковые) и медоносные пчелы. Пыльцу собирают также жуки и цветочные мухи.

Гетеростилия первоцветов и связанное с ней перекрестное опыление были детально изучены Чарлзом Дарвином в 1862 и 1877 гг. Он наблюдал, что, когда шмель в поисках нектара погружает свой хоботок внутрь трубки длинностолбикового цветка, пыльца на его хоботке оказывается точно на таком же уровне, на каком расположено рыльце в короткостолбиковом цветке. Если после этого насекомое перелетит на короткостолбиковый цветок, то

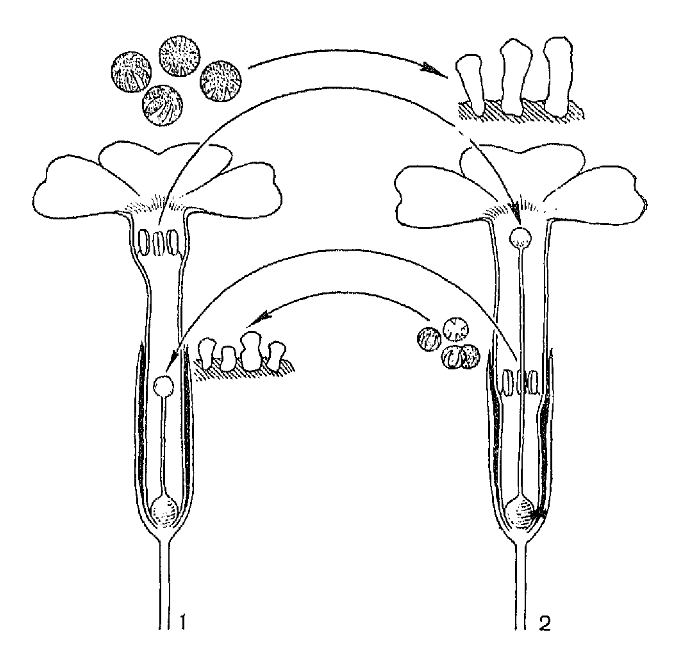



Рис. 58. Схема эффективного (легитимного) перекрестного опыления у первоцвета весеннего (Primula veris). Показаны пыльцевые зерна и сосочки на рыльцах у короткостолбиковой *(1)* и длинностолбиковой *(2)* форм.

пыльца с его хоботка попадает на рыльце этого цветка. Аналогично происходит перенос пыльцы от короткостолбиковой формы к длинностолбиковой. Так осуществляется перекрестное опыление между цветками разных форм. Но насекомые, как заметил Дарвин, могут производить опыление и между одинаковыми формами, а еще чаще — способствовать их самоопылению. При вынимании хоботка из длинностолбикового цветка насекомое может опылить этот же цветок. Погружая хоботок в трубку короткостолбикового цветка, оно может осыпать пыльцу на расположенное под тычинками рыльце. В цветках этого типа пыльца попадает на рыльце и без помощи насекомого. Таким образом у гетеростильных первоцветов возможны три варианта опыления: перекрестное между разными формами, между одинаковыми формами и самоопыление.

Путем тщательных экспериментов с разными гетеростильными первоцветами Дарвин установил, что наиболее благоприятным для растений является перекрестное опыление между разными формами, т. е. когда рыльце одного цветка получает пыльцу от находящихся на таком же уровне пыльников другого цветка (рис. 58). В этом случае образуются более жизнеспособные семена и их значительно больше, чем при опылении между одинаковыми формами или самоопылении. Первый вариант опыления был назван Дарвином легитимным, два вторых —

иллегитимными (от латинских слов legitimus — законный и illegitimus — незаконный). Эти термины широко используются и в настоящее время. В чем же кроется причина преимуществ легитимного опыления перед иллегитимным? Оказывается, что, помимо гетеростилии, первоцветы имеют диморфные рыльца и диморфную пыльцу. Дарвином у первоцвета весеннего, а затем и у других видов было обнаружено, что у длинностолбиковой формы рыльце с крупными папиллами, а пыльца мелкая, тогда как у короткостолбиковой формы, наоборот, рыльце с более мелкими папиллами, а пыльца почти вдвое крупнее, чем у первой формы. Когда крупная пыльца от цветков одной формы попадает на крупные папиллы рыльца другой формы, тогда и происходит легитимное, эффективное для вида опыление. Факты, установленные Дарвином, неоднократно подтверждались другими исследователями.

В настоящее время по опылению первоцветов имеется большая литература, в которой освещаются разные стороны этого интереснейшего процесса. Совсем недавно в результате многолетнего изучения британских популяций *первоцвета обыкновенного* (P. vulgaris) был сделан вывод, что в природе не происходит равномерного обмена пыльцой между растениями с разными формами цветков. Оказалось, что короткостолбиковая форма (с мелкими папиллами на рыльце) получает больше пыльцы от длинностолбиковой формы, чем последняя от короткостолбиковой. Вследствие этого у короткостолбиковой формы и семян образуется значительно больше, чем у другой формы. Выяснилось также, что короткостолбиковая форма при самоопылении дает меньше семян, чем длинностолбиковая, т. е. у нее сильнее выражена самонесовместимость (самостерильность). Было открыто, что в популяциях первоцвета обыкновенного и ряда других гетеростильных видов имеется небольшая часть гомостильных особей и что довольно значительное количество видов первоцвета вообще всегда гомостильны. У одних видов гомостилия считается первичной (например, у первоцвета японского и других азиатских видов), у других, преимущественно арктических и высокогорных, например у *первоцвета шотландского* (P. scotica), вторичной, связанной с суровыми природными условиями и малым числом насекомых-опылителей. Как правило, у гомостильных первоцветов столбики длинные, а тычинки расположены на уровне рылец. Пыльца у них крупная, так же как и папиллы на рыльцах. При самоопылении (так же как и при перекрестном опылении) эти растения дают нормальное количество полноценных семян, другими словами они полностью самофертильны.

Кроме первоцветов, гетеростилия известна у родов турча, дионисия, *виталиана* (Vitaliana), некоторых видов проломника и у немногих других представителей семейства. Ее нет у вербейника, цикламена, додекатеона, сольданеллы, кортузы, седмичника. У рода додекатеон существует другое, физиологическое приспособление, препятствующее самоопылению,— полная (в отличие от гетеростильных первоцветов) самонесовместимость. Цветки додекатеона гомогамные. Они обычно обращены вниз, лепестки их отогнуты вверх, а длинные пыльники образуют выступающий из трубки венчика конус, через который проходит столбик с рыльцем (см. рис. 58). Пыльца из вскрывшихся пыльников легко попадает на расположенное под ними рыльце. Однако при опылении собственной пыльцой оплодотворение не происходит и при отсутствии насекомых-опылителей растение совершенно не образует семян. В цветках многих видов этого рода нет нектара, и насекомые, большей частью одиночные пчелы и шмели, посещают их в основном ради пыльцы. Собирание пыльцы происходит следующим образом. Насекомое садится на цветок, цепляясь лапками за конус тычинок. Оно как бы висит на цветке, и его брюшко обращено вверх. При перемещении насекомого вокруг конуса, сопровождаемого быстрой вибрацией крыльев, сыпучая пыльца из интрорзно вскрывающихся пыльников высыпается через отверстие в конусе на его грудные и брюшные волоски. Аналогичный механизм собирания пыльцы насекомыми имеется у сходных с додекатеоном (по расположению тычинок) цветков цикламена, сольданеллы, кортузы, а также представителей других семейств — клюквы болотной (Oxycoccus palustris), паслена сладко-горького (Solanum dulcamara) и помидора (Lycopersicon esculentum).

У седмичника европейского цветки гомостильные, протогиничные и, как показали опыты с искусственным опылением, самофертильные. При опылении собственной пыльцой получаются такие же результаты, как и при перекрестном опылении. Самоопыление у седмичника возможно только по отцветании, когда цветки закрываются и лепестки прижимают тычинки к рыльцу. Однако к этому времени рыльца многих цветков уже засыхают, вследствие чего самоопыление у седмичника происходит редко. Вероятность перекрестного опыления у него также невелика, так как под пологом елового леса, где эти растения обитают, насекомых довольно мало. Чаще всего на цветках седмичника можно встретить цветочных мух. Когда эти мухи едят пыльцу и пьют нектар, одна сторона их головок касается пыльников, другая — рыльца. Из-за эпизодичности перекрестного опы-

ления, а также протогинии, в большой степени препятствующей самоопылению, плоды у седмичника образуются не часто. Основным способом его размножения является вегетативный, посредством столонов, на концах которых образуются клубеньки с почкой возобновления и придаточными корнями. Осенью материнское растение и столоны отмирают, а из клубеньков развиваются весной новые побеги. Благодаря эффективному размножению с помощью столонов седмичник является одним из массовых растений елового леса.

Вербейник монетчатый, или луговой чай, размножается только вегетативно — ползучими укореняющимися стеблями. Цветки его не опыляются не только своей пыльцой, но даже пыльцой других особей того же клона. А поскольку каждая популяция вербейника представляет собой один большой клон, у этого растения никогда не образуется нормально развитых семян. Вербейник обыкновенный имеет два типа цветков: крупные, перекрестноопыляемые — у растений, обитающих на хорошо освещенных местах, и мелкие, клейстогамные, самоопыляющиеся — у особей, растущих в тени.

По характеру распространения семян многие первоцветные относятся к анемохорным баллистам. При раскачивании растений ветром семена из раскрывшихся и обращенных вверх коробочек разбрасываются во все стороны на небольшое расстояние. Такой способ рассеивания диаспор возможен лишь в том случае, если коробочки направлены вверх, иначе семена произвольно высыпались бы рядом с материнским растением. В связи с этим интересно заметить, что у большинства растений с поникающими цветками (додекатеон, сольданелла, виды первоцвета) цветоножки ко времени плодоношения изгибаются вверх и принимают прямостоячее положение. Но у первоцвета обыкновенного все происходит наоборот: цветки у него прямостоячие, а коробочки поникающие и диаспоры осыпаются на землю под действием собственной тяжести (барохория). Эта «странность» растения объясняется тем, что его семена, в отличие от видов предыдущей группы, снабжены маслянистым придатком — элайосомой — и разносятся муравьями. Некоторые первоцветные сами разбрасывают свои семена. К ним принадлежат некоторые виды дионисии. По наблюдениям П. Вендельбу, коробочки этих растений, спустя несколько недель после полного созревания, внезапно вскрываются и из них вылетают семена. Оригинально распространение семян у цикламенов. Их цветоножки при плодах обычно спирально закручиваются и увлекают коробочки к земле. Выпадающие из них крупные клейкие семена растаскиваются затем муравьями. Семена седмичника европейского не осыпаются, а остаются на растении до тех пор, пока снежный покров не пригнет сухие стебли к земле. Это растение относят поэтому к видам с зимним распространением семян. Первоцвет японский, растущий по берегам рек, осыпает свои семена в воду. Они тонут, затем прорастают и проростки распространяются течением, иногда на значительные расстояния. В воде стоячих водоемов прорастают семена турчи: весной с пузырьками воздуха проростки ее поднимаются на поверхность. Семена самолюса и главкса разносятся с грязью на ногах животных и лапках птиц.

Первоцветные используются человеком в основном как красиво цветущие декоративные растения. Наибольшее значение из них имеет первоцвет. Многие виды этого рода и их многочисленные садовые сорта с давних времен широко культивируют во всех странах с умеренным климатом. Первоцветам принадлежит одно из первых мест среди декоративных многолетников. Их ценными качествами являются раннее и продолжительное цветение, изящество цветков и исключительное разнообразие их окраски.

Первоцветные разводят в садах и парках в качестве бордюрных растений, на клумбах, рабатках, альпийских горках и группами на газонах. Особенно часто культивируют гибридные сорта *первоцвета ушковидного* (P. auricula), дико произрастающего в горах Средней и Южной Европы, а также первоцветы обыкновенный, *зубчатый* (P. denticulata), первоцвет высокий и др. В оранжереях и комнатах очень популярны *первоцвет китайский* (P. sinensis), *первоцвет обратноконический* (P. obconica) и *первоцвет нежный* (P. malacoides). Эти виды долго цветут в зимний период, когда других цветущих растений почти нет, но у некоторых людей они могут вызывать аллергический дерматит.

*Цикламен персидский* (Cyclamen persicum) является одним из основных растений закрытого грунта. Его культурные сорта с очень красивыми розовыми, темно-красными и белыми цветками широко разводят в цветочных хозяйствах в качестве горшечных растений и на срезку.

Листья некоторых первоцветов, в особенности первоцвета весеннего и близких к нему видов, богаты витамином C, благодаря чему их можно использовать в молодом состоянии для приготовления витаминных салатов. Корни содержат сапонины, эфирные масла, гликозиды, и их применяют в медицине как отхаркивающее средство при заболеваниях верхних дыхательных путей, наравне с сенегой. Многие первоцветы — хорошие медоносы.

## ПОРЯДОК МАЛЬВОВЫЕ (MALVALES)

### СЕМЕЙСТВО ЭЛЕОКАРПОВЫЕ (ELAEOCARPACEAE)

Это наиболее примитивное семейство порядка мальвовых, которое стоит особенно близко к семейству флакуртиевых. Десять родов и около 390 видов элеокарповых распространены в основном в тропической зоне обоих полушарий. Некоторые представители семейства встречаются также в субтропической и даже в умеренной зоне. Так, большой род *слоунеа* (Sloanea, около 120 видов) распространен от Восточных Гималаев и Южного Китая до Новой Каледонии и Австралии, а затем появляется в тропической Америке до Мексики. Таким образом, этот род как бы опоясывает своим ареалом Тихий океан. Сходное распространение имеет и самый большой в семействе род — *элеокарпус* (Elaeocarpus, рис. 59), насчитывающий около 200 видов.

Интересно распространение рода *аристотелия* (Aristotelia). Виды этого рода (их всего 5) обитают в Восточной Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, в Южной Америке от Перу до Чили. Такая разорванность ареала свидетельствует о древних связях между Австралазией и Южной Америкой.

Элеокарповые представляют собой деревья или кустарники. Некоторые из них достигают больших размеров. Так, *слоунеа Нимана* (S. nymanii) на Новой Гвинее достигает в высоту 25—30 м. Листья с прилистниками, очередные или супротивные. Цветки актиноморфные, 4—5-членные, обоеполые, иногда безлепестные, собраны в кисти, метелки или в дихазиях; иногда соцветия одноцветковые. Чашелистики обычно свободные, иногда по величине не уступающие лепесткам. Тычинки многочисленные, свободные, прикрепленные к диску, иногда развивающемуся в андрогинофор. Гинецей из 2 — многих плодолистиков с лопастным рыльцем. Завязь 2- — многогнездная, редко одногнездная с двумя — многими семязачатками в каждом гнезде. Плод — коробочка, реже костянковидный. Семена с обильным эндоспермом и прямым зародышем.

Для элеокарповых весьма характерно опушение почти всех частей растений, особенно заметное на листьях, чашечках и плодах.

В основном представители семейства обитают в низменных лесах, играя там заметную роль, но иногда заходят высоко в горы, достигая высот от 1000 до 2500 м над уровнем моря. Например, элеокарпус, особенно часто встречающийся в тропической Азии и на островах Тихого океана, распространен от уровня моря до верхней границы леса в горах. В то же время некоторые виды слоунеи произрастают в саванне.

Некоторые элеокарповые имеют яркие красивые цветки и поэтому часто применяются в парковых посадках в тропических и субтропических странах. Яркая окраска цветков и большое количество выделяемого нектара привлекают летающих насекомых, опыляющих цветки элеокарповых. Наряду с дневными насекомыми в их опылении принимают участие ночные бабочки.

В распространении семян большое участие принимают птицы, поедающие плоды и разносящие их на большие расстояния, в том числе и с острова на остров. Например, в Африке обитает плодоядный голубь, поедающий плоды элеокарпуса и способствующий его распространению. В распространении семян элеокарповых принимают участие и тропические белки, разносящие их костянки на небольшие расстояния, и ночные летучие мыши.

Многие элеокарповые имеют практическое значение. Так, древесину элеокарпуса применяют как строительный материал и для различных поделок. Из нее добывают древесный уголь. Из луба некоторых элеокарповых добывают волокно, применяющееся для изготовления канатов. Неотропическая *мунтингия калабура* (Muntingia calabura, рис. 60), цветущая и плодоносящая круглый год, с этой целью культивируется в тропиках Южной и Центральной Америки. Этот же вид имеет многочисленные применения на острове Гуам. Его вкусные съедобные плоды являются лакомством, их консервируют, из них изготовляют джемы и варенье. Также съедобны и ягодообразные плоды *элеокарпуса супротиволистного* (E. oppositifolius) и *элеокарпуса Румфа* (E. rumphii). Произрастающий дико от Бангладеш до Явы *элеокарпус пышноцветущий* (E. floribundus) разводят в Бенгале и Ассаме ради съедобных плодов. Ради ягод иногда культивируют *маки* (Aristotelia maqui), плоды которого в Чили и Аргентине используют в пищу, а также для подкрашивания вина. Из листьев мунтингии готовят напиток, сходный с чаем.

Кору *элеокарпуса крупноцветкового* (E. grandiflorus) применяют для заживления ран и язв, а настой листьев *элеокарпуса Мастерса* (E. mastersii) — от головной боли. Из коры некоторых видов элеокарпуса, обитающих в Новой Зеландии, добывают краску, а из коры *элеокарпуса зубчатого* (E. dentatus) и южноамериканского *кринодендрона патаква* (Crinodendron pataqua) — дубильные вещества для обработки кож. Семена элеокарповых очень твердые, из них вырезают различные изделия —

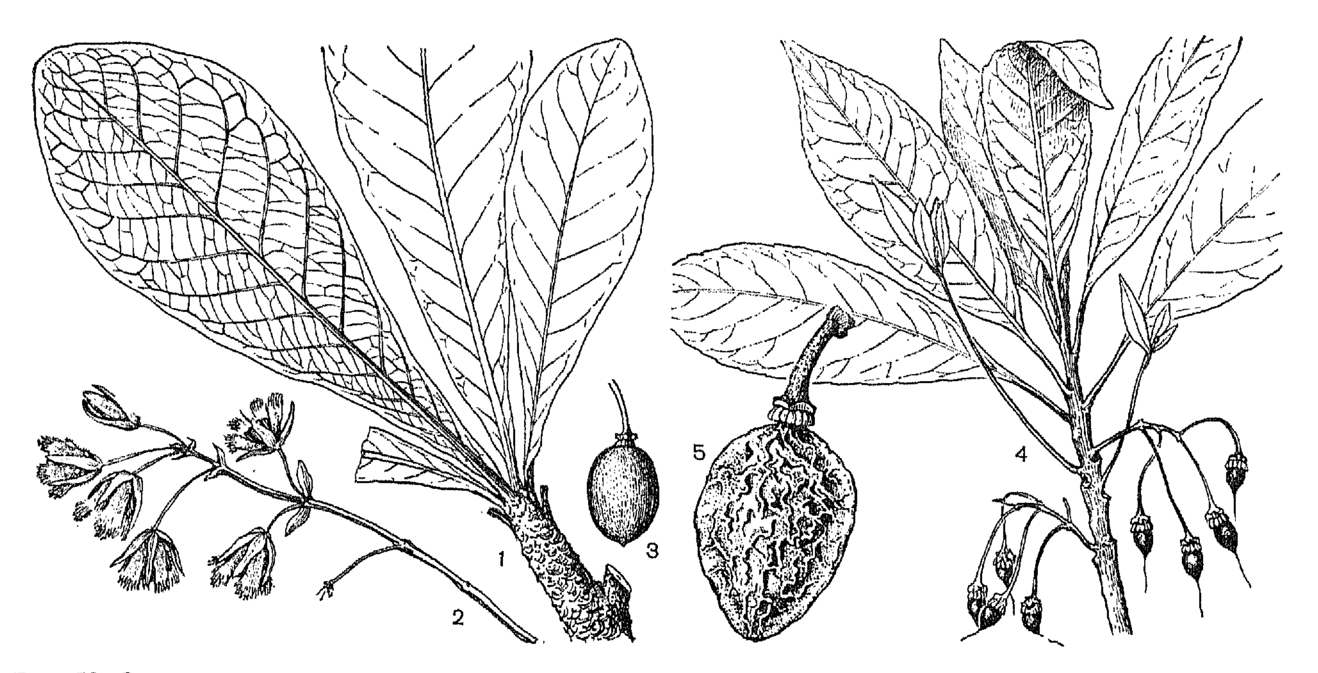



Рис. 59. Элеокарповые.

Элеокарпус остроконечный (Elaeocarpus apiculatus): *1* — олиственный побег; *2* — соцветие; *3* — плод. Элеокарпус черепаховидный (E. chelonimorphus): *4* — олиственный побег с молодыми плодами; *5* — зрелый плод.

бусы, фигурки. Листья и семена элеокарпуса пышноцветущего и *элеокарпуса тупого* (E. obtusus) употребляют на острове Ява как тонизирующее средство.

## СЕМЕЙСТВО ЛИПОВЫЕ (TILIACEAE)

Семейство липовых стоит очень близко к элеокарповым. Они настолько близки, что английский ботаник Дж. Хатчинсон (1959, 1967) не признавал самостоятельности элеокарповых и включал их в семейство липовых.

Семейство содержит около 45 родов и до 700 видов и по своему распространению делится на две несоизмеримо неравные части. Большинство родов обитает в тропических и субтропических областях Азии, Америки, Африки и Австралии (рис. 60) и лишь один род — *липа* (Tilia) — занимает ареал в пределах северных умеренных широт, достигая иногда 60—62° с. ш.

Весьма разнообразное по своей морфологии семейство представлено листопадными деревьями (липа, *беррия* — Berrya), кустарниками (неттоа — Nettoa, *джутовик* — Corchoropsis, некоторые виды *гревии* — Grewia и *спарманнии* — Sparmannia), полукустарниками (некоторые виды *джута* — Corchorus и *триумфетты* — Triumfetta) и даже травами (*джут длинноплодный* — C. olitorius, некоторые триумфетты).

Разнообразна и форма листьев липовых: от цельных и цельнокрайних до зубчатых и лопастных. Это разнообразие можно иногда наблюдать даже в пределах одного и того же рода.

Прилистники обычно опадают вскоре после разворачивания листьев. Цветки по большей части в многоцветковых верхоцветных соцветиях, но бывают парные и даже одиночные. Как правило, цветки обоеполые, редко однополые, 5(4)-членные, актиноморфные. Иногда имеется подчашие. Чашелистики и лепестки свободные, очень редко у основания слегка сросшиеся. Лепестки обычно довольно крупные, белые или окрашенные, часто у основания с желёзками. Иногда лепестки отсутствуют. Тычинки обычно многочисленные, редко до 10, свободные, или коротко сросшиеся у основания, или же в пучках; иногда 5 тычинок превращены в стаминодии. Пыльники вскрываются продольно или верхушечной порой. Гинецей из 2 — многих плодолистиков, с простым столбиком, с головчатым или лопастным рыльцем (количество лопастей соответствует количеству плодолистиков). Завязь 2- — многогнездная, иногда 1-гнездная, с 1 — несколькими семязачатками в каждом гнезде. Плод чаще всего представляет собой сухую коробочку или мясистую многокамерную и многосемянную коробочку, которая при созревании раскрывается или распадается на части. Иногда вследствие недоразвития семязачатков плод превращается в односемянной орех (липа). Семядоли обычно листо-

видные, редко мясистые. Для семейства весьма характерно различного рода опушение, состоящее как из простых (реснитчатых или извитых), так и звездчатых волосков.

Многие представители семейства играют значительную роль в растительном покрове. Однако, за исключением липы, они не образуют чистых насаждений.

Представители семейства имеют довольно красивые цветки, часто ярко окрашенные и ароматные, выделяющие большое количество нектара, что способствует их интенсивному пасекомоопылению как днем, так и ночью. Насекомые, посещающие в поисках нектара и опыляющие цветки липовых, принадлежат к различным группам, но главные опылители — это перепончатокрылые (пчелы, шмели) и двукрылые (мухи). Часто посещают цветки липовых жуки и бабочки. Известны десятки видов насекомых-опылителей липовых, начиная от нашей обыкновенной пчелы до африканской ксилокопы кафрской (Xylocopa caffra).

Период цветения длится от нескольких дней, как у африкано-мадагаскарского рода *спармания* (Sparmannia), до одного-полутора месяцев, как у тропического азиатского рода *колона* (Colona).

Некоторые представители семейства являются прекрасными медоносами, как, например, липа, о которой специально будет идти речь.

Распространение плодов большей частью происходит с помощью ветра или животных. Плоды *гревии* (Grewia) поедают африканские слоны, а виверры заготавливают их впрок, что способствует распространению этого растения. У *триумфетты полутрехлопастной* (T. semitriloba), обитающей в юго-восточной части Северной Америки, плоды снабжены мелкими шипами, при помощи которых они прикрепляются к шкуре проходящих мимо животных. Могут плоды липовых распространяться и водой. Например, для двух ползучих видов триумфетты (*триумфетта полудланевидная* — T. subpalmata и *триумфетта распростертая* — T. procumbens), обитающих на морских берегах полуострова Индокитай, это основной способ распространения.

Многие представители семейства липовых имеют важное практическое значение. В этом отношении выделяется джут и, конечно, липа. Джут относится к большому роду джут, или корхорус (Corchorus), насчитывающему до 100 видов и широко распространенному в тропиках и отчасти субтропиках обоих полушарий. Виды джута представляют собой кустарники, полукустарники или травы, часто покрытые звездчатыми волосками. Два однолетних вида джута относятся к числу волокнистых (лубяных)

Рис. 60. Элеокарповые и липовые.

Мунтингия калабура (Muntingia calabura): *1* — ветвь с цветками и плодами. Дюбузеция колокольчатая (Dubouzetia campanulata): *2* — побег с цветками; *3* — плодоносящий побег.

растений мирового значения, и их широко возделывают, особенно в Индии и Пакистане. Первый из них — *белый джут*, или *джут коротноплодный* (C. capsularis), в диком виде неизвестен, но с древнейших времен его возделывают. Второй вид — *тосса джут*, или *джут длинноплодный* (C. olitorius), родом, по-видимому, из Южного Китая, откуда его культура проникла в Индию и Пакистан. В диком состоянии он также неизвестен. В нашей стране джут длинноплодный возделывают на небольших площадях в Средней Азии. Чрезвычайно крепкое джутовое волокно добывают после непродолжительной мочки в воде цельного растения. Джут идет главным образом на изготовление веревок, мешочной тары, мебельных покрышек, драпри. Мешки из джута не пропускают воду, их широко используют для перевозки сахара, соли, цемента и прочих товаров, которые необходимо беречь от промачивания. Лучшие сорта джута идут на ткани и ковровые изделия. Листья и молодые побеги джута употребляют в пищу в качестве похожего на шпинат овоща, в качестве овощного растения местами культивируют палеотропический *джут трехгнездный* (C. trilocularis). Высокие стебли триумфетты полутрехлопастной дают весьма прочное волокно, которое в странах Западной Африки перерабатывают на веревки и канаты. Прочное волокно, применяемое для выделки канатов, изготавливают также из коры *беррии*, *парагревии* (Paragrewia), *колоны ушковидной* (Colona auriculata), а из коры *колоны прямостоячей* (C. erecta) делают очень прочный текстиль. Древесина *колоны кодап* (C. codap) особенно ценится для поделок, так как не подвергается нападению термитов. *Трихоспермум яванский* (Trichospermum javanicum), обитающий, как видно из его названия, в Индонезии, также используют для получения волокна.

Плоды некоторых видов большого рода (около 150 видов) гревии съедобны, а некоторые из них даже культивируют как плодовые деревья. Настой корней гревии применяют против ревматизма, а настой из листьев — против кожных болезней. Кроме того, размельченную кору гревии употребляют для очищения сахара. В основном гревия распространена в Африке и Юго-Восточной Азии. В СССР ее вводят в культуру в Средней Азии.

Многие представители семейства обладают мягкой древесиной, пригодной для поделок. *Люэя растопыренная* (Luehea divaricata) ценится в Аргентине за тонкослоистую древесину, применяемую в промышленности.

Многие представители семейства имеют лекарственное значение: всем известен липовый цвет. Листья триумфетты применяют как овощи, а также в народной медицине, например *триумфетту ромбовидную* (Triumfetta rhomboidea) — против проказы.

Имея красивую крону, эффектно окрашенные цветки и разнообразной формы листья, липовые широко применяют в орнаментальных и парковых посадках. Представители семейства обычно лесные, достаточно влаголюбивые (мезофильные) растения.

Наиболее известным у нас родом семейства является *липа*. Он насчитывает около 50 видов, распространенных в северном полушарии. Основное морфологическое отличие его от других родов — наличие прицветного листа у соцветия (соплодия), служащего, по мнению одних, в качестве «паруса» для распространения плодов при помощи ветра (анемохория), а по мнению других,— для привлечения опыляющих насекомых. По большей части липа — крупное листопадное дерево, достигающее в высоту 15—25 (40) м и в диаметре 2 (5) м. Корневая система мощная, глубокая, с хорошо выраженным стержневым корнем. На корнях часто образуется микориза. Первые годы липа растет медленно, затем, лет с пяти, быстрее и обгоняет в росте дуб. К 100 годам ее размеры достигают максимума. Дает обильную пневую поросль при вырубке или повреждении. Плодоношение начинается с 10—25 лет, в зависимости от условий произрастания. Предельный возраст обычно не превышает 150 лет. Однако иногда доживает до 500 и более лет. Особенно долговечны *липа европейская* (T. europaea) и *липа широколистная* (T. platyphyllos). Липа — одна из наиболее теневыносливых и газоустойчивых пород, особенно формы, имеющие блестящие гладкие листья, например ярко-зеленая форма кавказской липы (T. caucasica forma euchlora). Наиболее зимостойкими являются *липа сердцевидная* (T. cordata), *липа сибирская* (T. sibirica) и *липа амурская* (T. amurensis). Липа является важной лесообразующей породой. Хорошо известны липняки Жигулей, Башкирии и Дальнего Востока.

Род подразделяется на 4 секции, различия между которыми иногда довольно значительны. Например, кроме видов с привычными для нас зубчатыми листьями, есть виды с листьями, снабженными редкими игольчатыми зубчиками, например *липа туань* (T. tuan) из Юго-Восточного Китая, или даже с совсем цельнокрайними листьями, как у произрастающей там же *липы мофунгской* (T. mofungensis).

Цветки липы ароматны; они выделяют большое количество нектара, собираемого различными насекомыми. Установлено около 70 видов насекомых, посещающих цветки липы. Основными дневными опылителями и сборщиками нектара являются пчелы и мухи, ночными — бабочки, а также майские жуки. Липа является

лучшим медоносом и перганосом. Дневная продуктивность нектара с одного цветка липы широколистной при благоприятной погоде составляет 2,3 мг, а липы сердцевидной — 1,3 мг. За период цветения 1 га сплошного древостоя липы выделяет около 1500 кг нектара. Липовый мед считается одним из лучших и ценится выше всех других сортов, будучи известен под названием «линец». Применение меда как лекарства и продукта питания было известно еще около 6000 лет назад в Египте. В Древней Греции считалось, что бессмертные боги питались амброзией, в состав которой входил мед. Мед обладает бактерицидными свойствами, и поэтому его применяют для лечения ран. Некоторые продукты, например мясо, иногда хранили во избежание его порчи в меду.

Плоды липы распространяются не только ветром, но и некоторыми животными. Так, в дальневосточных лесах можно наблюдать, как бурундуки и белки набивают орешками липы защечные мешки и сносят в свои кладовые, о которых иногда забывают, а плоды там прорастают и образуют новую поросль. Сойки и дятлы также являются распространителями плодов липы.

Из плодов липы приготавливают суррогат кофе. Плоды содержат масло, по качеству приближающееся к прованскому, листья — витамин С и провитамин витамина А.

Цветки липы издавна известны как прекрасное лекарственное средство, применяемое в виде настоя «липового цвета» при простуде как потогонное. «Липовый цвет» применяют также для ароматизации вин, он входит в состав ликеров «кюрасо» и «бенедиктин».

Широко известна древесина липы как прекрасный материал для различных поделок. Из нее делают кадки, деревянную посуду, фанеру, спички, музыкальные инструменты, игрушки. Из луба липы изготовляют мочало, а из коры молодых деревьев — лыко, которое идет на изготовление лаптей, кулей, рогож и других изделий.

У липы много врагов, к которым относится, в частности, омела, а также различные насекомые, повреждающие листья, луб и кору, и паразитические грибы, вызывающие гибель сеянцев, гниль ствола взрослых деревьев, пятнистость листьев и усыхание ветвей.

## СЕМЕЙСТВО СТЕРКУЛИЕВЫЕ (STERCULIACEAE)

С липовыми очень тесно связано семейство стеркулиевых. Это одно из крупных семейств порядка мальвовых, насчитывающее около 60 родов и до 1000 видов. Стеркулиевые широко распространены в тропических областях обоих полушарий. Лишь немногие их представители заходят в субтропические и умеренно теплые области, достигая в северном полушарии Западной Азии (монотипный род *глоссостемон* — Glossostemon), Гималаев, Северного Китая, Кореи, Японии и Калифорнии. Два самых больших рода — *херманниа* (Hermannia, около 120 видов) и *стеркулия* (Sterculia, около 100 видов) — имеют пантропическое распространение.

Стеркулиевые произрастают в самых различных местообитаниях, начиная с тропических дождевых лесов и кончая саваннами и даже мангровыми лесами (*эритьера прибрежная* — Heritiera littoralis). В тропических лесах стеркулиевые встречаются во всех ярусах. Среди стеркулиевых имеются также сорняки, некоторые из них, как *вальтерия американская* (Waltheria americana) и *мелохия корхоролистная* (Melochia corchorifolia), получили широкое распространение в тропических странах.

Большинство стеркулиевых — деревья или кустарники (иногда лиановые), реже полукустарники или травы. Листья обычно очередные, очень редко супротивные, цельные или реже пальчатолопастные или пальчатосложные (иногда однолисточковые), с обычно опадающими прилистниками. Характерно наличие слизевых клеток, полостей или каналов. Цветки большей частью в различного рода сложных соцветиях, обычно актиноморфные, обоеполые или реже однополые, или полигамные. Чашелистиков 5 или реже 3, у основания обычно сросшихся. Лепестков 5, часто мелких и редуцированных, в бутоне скрученно-черепитчатых, нередко цветки безлепестные, например у родов *фремонтодендрон* (Fremontodendron), *брахихитон* (Brachychiton) и *фирмиана* (Firmiana). Тычинки в 2 кругах, но члены внешнего круга превращены в стаминодии или не развиваются, а члены внутреннего круга часто ветвятся; нити свободные или более или менее сросшиеся в узкую трубку, иногда сросшиеся также со стаминодиями. Пыльники обычно вскрываются продольными щелями, редко верхушечными порами. Гинецей обычно из 5 плодолистиков, иногда из 1—4 или 10—12 плодолистиков, ценокарпный или вторично апокарпный (как у стеркулии, брахихитона, фирмианы и близких родов). У стеркулии плодолистики свободные в нижней части, но сросшиеся между собой столбиками, что говорит о вторичном характере апокарпии в семействе стеркулиевых. В каждом гнезде завязи или в каждом плодолистике 2 или больше (иногда только 1) семязачатков. Столбик простой или лопастный, редко столбики свободные. Плоды разных типов, сухие или редко мясистые, нераскрывающиеся или раскрывающиеся различными способами, часто распадающиеся на отдельные доли, иногда зрелые плодики свободные, как, на-

пример, у стеркулии. Семена с прямым или согнутым зародышем и обильным эндоспермом.

Стеркулиевые отличаются значительным морфологическим разнообразием, и среди их представителей встречаются своеобразные жизненные формы. У ряда стеркулиевых, например у представителей палеотропического рода *эритьера* (Heritiera) и некоторых других родов, имеются очень хорошо развитые досковидные корни, достигающие иногда значительной высоты. У неотропического рода *эррания* (Herrania) ствол имеет сходство со стволом пальм и очень крупные, пальчатосложные листья. Но особенно интересен центральноавстралийский *брахихитон наскальный* (B. rupestris, рис. 61), известный под названием бутылочного дерева. Его ствол, достигающий в высоту 15 м, расширяется внизу до 1,5—2 м и издали похож на гигантскую бутыль. Подобно некоторым бомбаксовым в расширенной части ствола бутылочного дерева накапливается вода, которая расходуется в сухое время года.

Стеркулиевые опыляются насекомыми, а в некоторых случаях птицами, как, например, *фирмиана малайская* (Firmiana malayana). Опылители привлекаются яркой окраской цветков и наличием нектара, иногда очень обильного. Характерная темно-пурпуровая или коричневая окраска некоторых стеркулиевых указывает на опыление мухами. Многие стеркулиевые опыляются жуками, пчелами, осами или бабочками. Виды стеркулии опыляются главным образом мухами и жуками. Относительно мелкие цветки *шоколадного дерева* (Theobroma cacao, рис. 62) опыляются целым сонмом различных насекомых, в том числе трипсами, комарами-дергунами (Chironomidae) или пузыреногими (Thysanoptera) и тлями. У стеркулиевых нередко наблюдается самоопыление, а у представителей американского рода *айения* (Ayenia) даже клейстогамия.

Плоды и семена стеркулиевых характеризуются значительным разнообразием приспособлений к распространению различными агентами. Для некоторых стеркулиевых характерна зоохория. Как указывает Л. ван дер Пэйл (1969), похожие на цветки плоды стеркулии привлекают птиц. Снабженные окрашенным мясистым ариллусом семена некоторых видов стеркулии также представляют собой приманку для птиц. Окруженные сочной пульпой семена теоброма привлекают грызунов, птиц и других животных, которые способствуют их распространению. В семействе известны многочисленные примеры анемохории. Так, перепончатые доли плода палеотропического рода фирмиана и близкого малезийского рода *скафиум* (Scaphium), раскрывающиеся

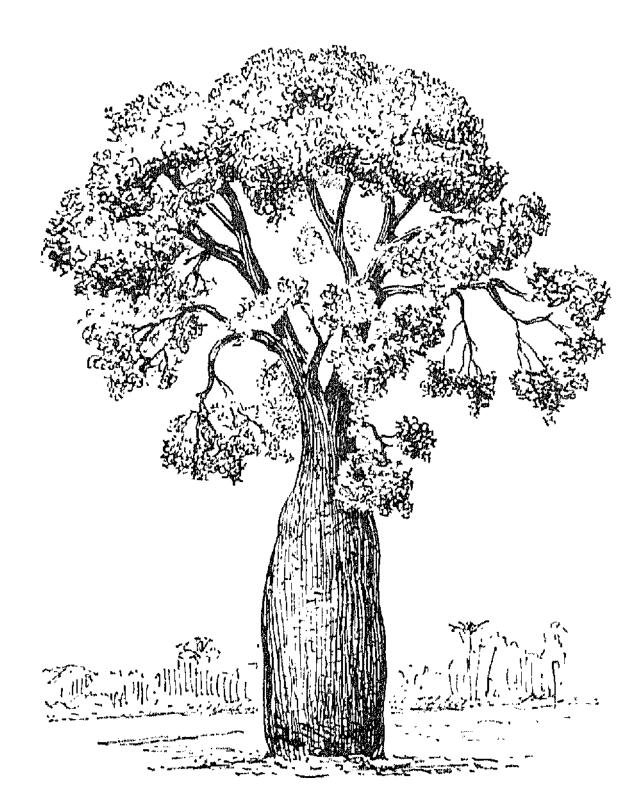


Рис. 61. Брахихитон наскальный (Brachychiton rupestris).

очень рано, еще до созревания семян (интересная аналогия с родом гимноспермум из семейства барбарисовых), распространяются ветром вместе с прикрепленными к ним семенами. Падая с дерева, они совершают вращательные движения и могут переноситься ветром на 100, 150 м и более. У палеотропического рода *птеригота* (Pterygota) семена снабжены крупным крылом, достигающим иногда в длину 8 см, служащим эффективным анемохорным приспособлением. Крылатые семена характерны для азиатского рода *птероспермум*, или *крылосемянник* (Pterospermum), так же как для целого ряда других родов. У стеркулиевых известна также гидрохория — очень своеобразные массивные и деревянистые нераскрывающиеся односемянные плоды эритьеры прибрежной, снабженные на нижней стороне килем или гребнем, переносятся морскими течениями и могут плавать в морской воде, не теряя всхожести в течение нескольких недель.

Среди стеркулиевых имеется ряд очень полезных растений, из которых наибольшее значение имеет один из видов рода *теоброма* (Theobroma, от греч. theos — бог и broma — пища), известный под названием какао или шоколадного дерева. В роде теоброма 22 вида, обитающих в низменностях Центральной и тропи-

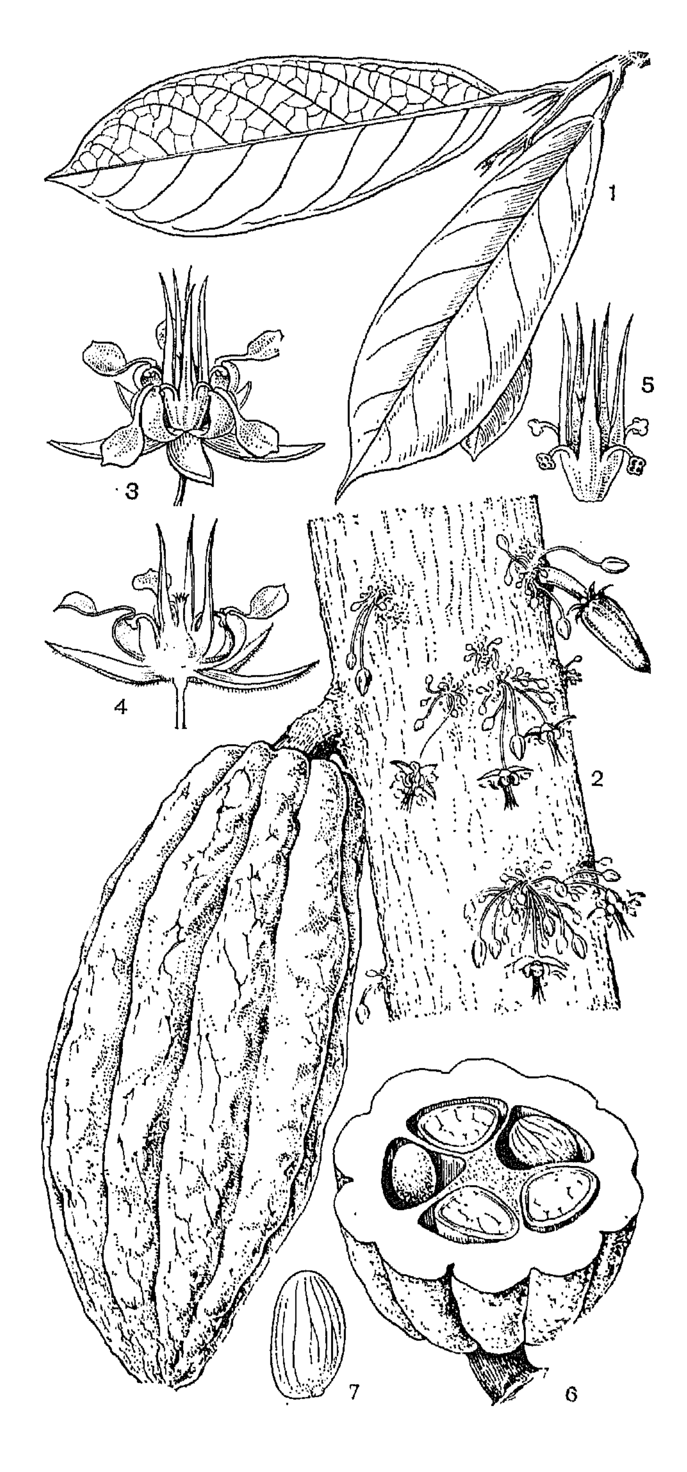



Рис. 62. Шоколадное дерево (Theobroma cacao):
*1* — верхушка ветви; *2* — часть ветви с цветками, молодым и зрелым плодами; *3* — цветок; *4* — продольный разрез цветка; *5* — часть цветка без околоцветника; *6* — поперечный разрез плода; *7* — семя.

ческой Южной Америки. Они обычно произрастают в дождевых лесах, где входят в состав подлеска, хотя некоторые виды достигают второго яруса. Некоторые из видов встречаются и в менее влажных лесах. Это небольшие деревья обычно с цельными листьями и большей частью с очень крупными, 5-гнездными яйцевидными или продолговатыми плодами с деревянистым околоплодником и многочисленными семенами, погруженными в мякоть (табл. 17). Характерна каулифлория. У многих видов мякоть плодов съедобна, а семена после ферментации идут на приготовление какао и шоколада. Наибольшее экономическое значение имеет какао, или шоколадное дерево, в семенах которого содержится до 1,8% теобромина — алкалоида из группы пуриновых оснований, оказывающих спазмолитическое и гипотензивное действие. В отличие от близкого по строению кофеина теобромин вызывает значительно менее выраженное действие на центральную нервную систему. Семена какао были впервые привезены в Европу в 1520 г. завоевателем Мексики Эрнаном Кортесом. Ацтеки использовали семена какао для приготовления особого напитка, обладающего тонизирующими свойствами. На языке ацтеков (язык науатль) этот напиток назывался чоколатль (chocolatl), откуда испанское и английское chocolate, французское chocolat и русское шоколад, а семена и само растение назывались какауатль (cacauatl, uatl — дерево), откуда испанское, английское и французское cacao и русское какао. Свой чоколатль ацтеки пили без сахара или меда, но с перцем и ванилью. В XVII в. культура какао начала распространяться в Венесуэле, а затем также в Вест-Индии, а в середине XVIII в. в Бразилии, где она получила широкое развитие. В настоящее время какао широко культивируют во многих странах с влажным тропическим климатом, особенно в Гане и в Бразилии. В тропической Америке для разных целей выращивают некоторые другие виды теобромы.

Другим полезным представителем стеркулиевых является род *кола* (Cola), насчитывающий до 125 видов, обитающих в тропической Африке. Это деревья с цельными или пальчатосложными листьями, однополыми или полигамными цветками и плодами-коробочками, при созревании звездообразно растрескивающимися на 5—12 долей, соответствующих отдельным плодолистикам. В семенах видов колы содержатся алкалоиды кофеин, колатин и теобромин, благодаря чему их применяют для тонизации мышечной деятельности, возбуждения центральной нервной системы и сердечной деятельности. Наибольшее значение имеет *кола блестящая* (C. nitida), обитающая в лесах тропической За-

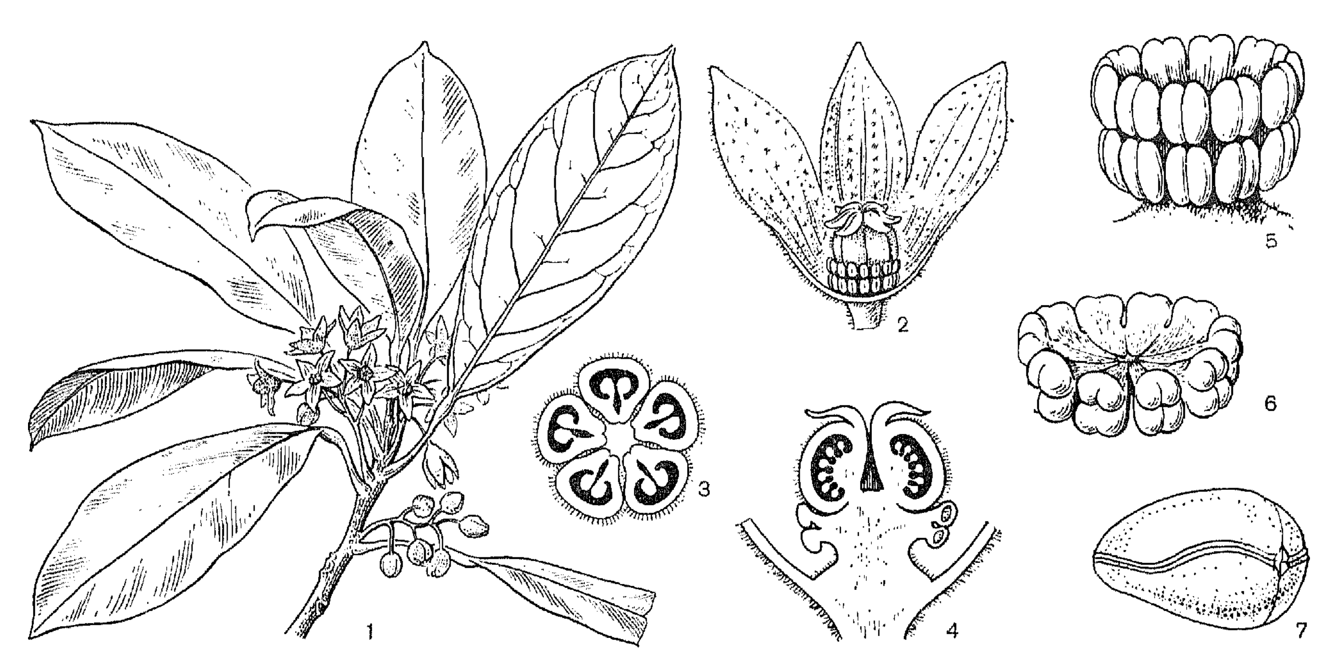



Рис. 63. Кола заостренная (Cola acuminata):
*1* — цветущая ветвь; *2* — женский цветок (части околоцветника удалены); *3* — поперечный разрез завязи; *4* — продольный разрез женского цветка (околоцветник удален); *5* — андроцей; *6* — андроцей (вид сверху); *7* — семя.

падной Африки и широко возделываемая в Африке, Вест-Индии и Бразилии. Размол семян колы используют как очень эффективное тонизирующее средство. Порошок кола добавляют в некоторые сорта шоколада для усиления тонизирующего действия, его используют также для приготовления очень популярных во всем мире напитков «кока-кола» и «пепси-кола». Таблетки кола, так же как и шоколад-кола, употребляют летчики, альпинисты, лыжники. Несколько меньшее значение имеет очень близкий вид *кола заостренная* (C. acuminata, рис. 63).

Из стебля *стеркулии жгучей* (Sterculia urens) — крупного дерева, обитающего в Индии, добывают камедь (гумми), используемую в качестве заменителя гуммитрагаканта, получаемого из некоторых видов астрагала (Astragalus, семейство бобовых). Кроме того, из коры этого дерева добывают волокна для изготовления канатов и веревок и грубых тканей, а его жареные семена употребляют в пищу. Съедобны также семена некоторых других видов стеркулии.

Древесина стеркулиевых обычно мягкая и грубая, и лишь немногие из них, как *эритьера трутовая* (Heritiera fomes) — небольшое дерево, покрывающее обширные пространства в общей дельте Ганга и Брахмапутры, доставляет твердую и прочную древесину, которую используют в судостроении, изготовлении мебели, столбов, балок.

Некоторые стеркулиевые разводят в качестве декоративных деревьев. Культивируют виды брахихитона, *домбейю замечательную* (Dombeya spectabilis), *гуацуму ильмолистную* (Guazuma ulmifolia), *птериготу крылатую* (Pterygota alata), виды птероспермума, стеркулии, фирмианы и *эритьеру трехлисточковую* (H. trifoliolata). Относительно наиболее холодостойкую японо-китайскую *фирмиану простую* (Firmiana simplex, рис. 64) у нас довольно успешно разводят на Южном берегу Крыма, в Грузии, Азербайджане и в Средней Азии.

## СЕМЕЙСТВО ДИПТЕРОКАРПОВЫЕ (DIPTEROCARPACEAE)

Роды и виды этого семейства распространены в Индии и на острове Шри-Ланка, Андаманских и Сейшельских островах, в Индокитае с полуостровом Малакка, на островах Малайского архипелага, на Новой Гвинее, а также на крайнем юге Китая (провинции Юньнань, остров Хайнань). Африканская часть ареала диптерокарповых захватывает экваториальную часть континента от западных берегов до Уганды и остров Маврикий на востоке (карта 7). Недавно в тропической Южной Америке (Гайана, Венесуэла) было открыто и описано небольшое дерево — *пакараймеа диптерокарповая* (Pakaraimaea dipterocarpaea, рис. 65), отнесенное к семейству диптерокарповых описавшими это растение ботаниками М а г у а й р о м и

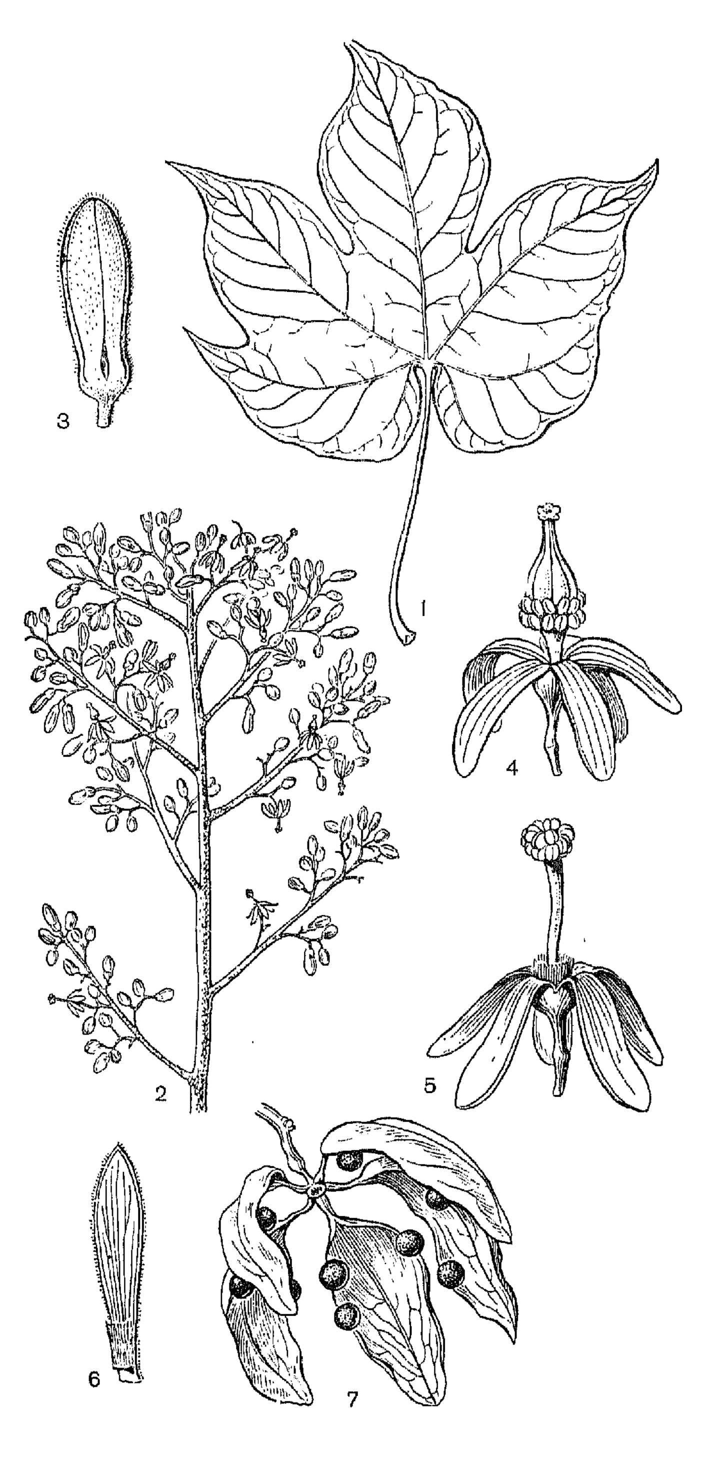



Рис. 64. Фирмиана простая (Firmiana simplex):
1 — лист; 2 — соцветие; 3 — бутон; 4 — обоеполый цветок; 5 — женский цветок; 6 — лепесток с внутренней стороны; 7 — раскрывшийся плод.

Аштоном. Другие ботаники (Костерманс) считают этот род (и вид) принадлежащим к семейству липовых (Tiliaceae).

К семейству диптерокарповых относятся только древесные растения. Бóльшая часть видов — вечнозеленые крупные и даже гигантские (высотой до 60—75 м) деревья с прямым, колоннообразным и почти правильно цилиндрическим стволом, с беловатой, светло-коричневой, даже розоватой и почти гладкой или же темно-бурой либо черноватой, морщинистой, трещиноватой или бугристой корой. Корковый слой шелушится в некоторых случаях плоскими чешуями или крупными лоскутами. На молодой коре ветвей иногда ясно заметны довольно крупные чечевички. Многие виды в молодом возрасте имеют моноподиальное ветвление и узкоконическую крону, но, достигая верхнего полога, сменяют тип ветвления на симподиальный. Другая часть деревьев ветвится только симподиально, особенно виды рода *ватика* (Vatica), и при этом не выходит в верхний полог леса. У многих деревьев крона расположена на большой высоте, обычно не менее 30—40 м от основания ствола или даже выше, полусферическая и довольно компактная. Нередко, особенно у видов рода *шорея* (Shorea), развиты крупные, высотой около 3—5 м, досковидные корни. У *шореи беловатой* (S. albida), растущей на торфе, разветвления досковидных корней над влажным слоем торфа образуют плотный войлок, удерживающий ствол дерева в равновесии. На корнях замечено развитие микоризы. Стволы старых деревьев достигают в диаметре 2 м, но обычно в толщину не превышают 70 см.

Листья диптерокарповых очередные, простые (рис. 66, 67), иногда крупные (длиной до 20 см и шириной 10—15 см), но чаще, даже у гигантских деревьев, совсем маленькие (длиной не более 7 см и диаметром 4 см); пластинки листьев цельнокрайние, эллиптические, продолговато-яйцевидные, иногда почти округлые, тупые или заостренные, иногда с оттянутым остроконечием (так называемая «капельница»); черешки листьев, особенно у видов рода *диптерокарпус* (Dipterocarpus), под пластинкой утолщенные, коленчато изогнутые; прилистники обычно рано опадающие, крупные, яйцевидные.

Соцветия обычно бокоцветные или верхоцветные. Цветки актиноморфные, обоеполые, обыкновенно невзрачные, беловатые. Лишь у видов родов диптерокарпус и ватика цветки достигают в длину и в диаметре 4—5 см. Чашечка и венчик 5-лопастные, в почкосложении обычно сильно скрученные по продольной оси. Лопасти венчика иногда широкие и округлые на верхушке, но чаще узкие и продольно закрученные, равномерно белые или же с розовой или фиолетовой средней жилкой. По отцвета-

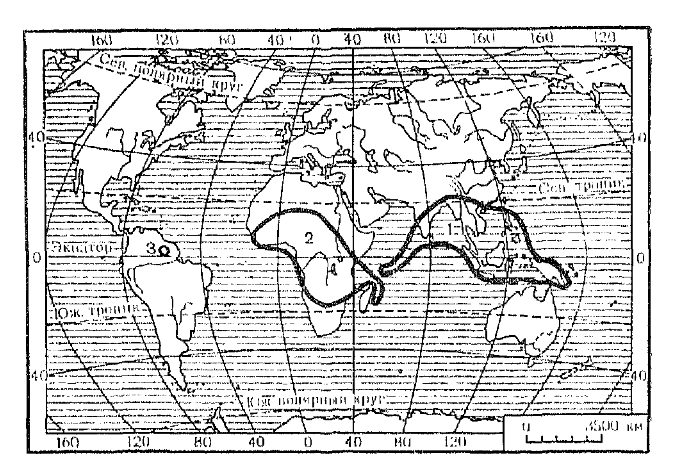
ний венчик опадает. Тычинки в числе от 5 до 100, со сросшимися или свободными, иногда коротко лентовидными нитями. Если тычинок более 5, то наблюдается неравномерное срастание их нитей как бы в пучки. Пыльники нередко с надсвязником. Гинецей из 3 плодолистиков. Столбик с утолщенным основанием, на верхушке цельный или 3-раздельный; рылец 3—6; завязь 2—3-гнездная, верхняя или полунижняя, с 2 семязачатками в каждом гнезде. Плод сухой, нераскрывающийся. У большинства родов плод напоминает волан для игры в бадминтон (рис. 66, 68). В основе плода находится нераскрывающийся односемянный орех, снабженный обычно сильно разрастающимися крыловидными долями чашечки, иногда достигающими в длину 10 и даже 20 см. Иногда все чашелистики разрастаются равномерно, иногда же сильно увеличиваются только два, часто разрастание происходит неравномерно, в других случаях доли чашечки редуцируются, а орех (при верхней завязи) разрастается до размеров голубиного яйца. Крылья плодов имеют несколько почти параллельных жилок с промежуточными сетчатыми анастомозами. Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Механизм опыления у представителей семейства до 1975 г. был почти совершенно неизвестен. Лишь недавно обнаружен опылитель у некоторых видов рода шорея. Им оказался вид пчел из рода тригона (Trigona).

В семействе диптерокарповые 15 родов и более 500 видов. Семейство делится на два подсемейства: диптерокарповые (Dipterocarpoideae) и монотовые (Monotoideae). Недавно французский ботаник Ж. Мори (1978) предложил выделить подсемейство монотовые в самостоятельное семейство монотовые (Monotaceae). Азиатское подсемейство диптерокарповые характеризуется пыльниками, прикрепляющимися к тычиночным нитям основаниями, и наличием смоляных вместилищ в древесине. Африканское подсемейство монотовые замечательно пыльниками, соединяющимися с нитями со спинки, и древесиной, лишенной смоляных вместилищ. Плоды с 5 крыловидными остающимися долями чашечки. Сюда относятся два рода — *монотес* (Monotes, 48 видов, рис. 67) и *маркезия* (Marquesia, 4 вида).

По ряду признаков африканское подсемейство монотовые является как бы связующим звеном между семействами диптерокарповые и липовые. Интересно, что один из видов африканского рода маркезия был первоначально описан как вид рода скутения (Schoutenia), принадлежащего к липовым.

Диптерокарповые, встречаясь исключительно в тропиках, успешно растут преимущественно там, где выпадает не менее 1000 мм годовых




Карта 7. Ареал семейства диптерокарповых:
1 — подсемейство Dipterocarpoideae; 2 — подсемейство Monotoideae; 3 — подсемейство Pakaraimoideae.

осадков. Наибольшее число видов свойственно дождевым лесам с их равномерно теплым и влажным климатом. В этих лесах наиболее пышного развития достигают виды из родов шорея, диптерокарпус, *анизоптера* (Anisoptera), *парашорея* (Parashorea), *дриобаланопс* (Dryobalanops, рис. 68), *хопея* (Hopea), ватика. Одними из самых высоких деревьев влажнотропических лесов Малезийской области являются виды шореи, диптерокарпа и дриобаланопса. На острове Калимантан обычен рост деревьев в высоту до 60 м и более. Виды родов хопея и ватика, как правило, заметно ниже, но и они часто достигают по высоте 40 и 50 м. В тропиках Юго-Восточной Азии диптерокарповые обычно идут по горному профилю до высоты 800 м над уровнем моря, редко более. Они свойственны как аллювиальным почвам, так и глинистым красноземам, а в низине хорошо развиваются на толстом и влажном слое торфа (леса с преобладанием громадной шореи беловатой). Кроме типичных вечнозеленых влажнотропических лесов, диптерокарповые встречаются в полувечнозеленых или полулистопадных лесах, особенно характерных для Индокитая. В сухих лесах, переходящих в саванну, в Индии и Бирме из диптерокарповых распространены уже частично сезонно листопадные виды шореи, *пентакме сиамская* (Pentacme siamensis) и виды диптерокарпуса.

У вечнозеленых диптерокарповых листопад происходит либо одновременно с возобновлением листвы, либо с перерывом в несколько дней, когда дерево теряет на это короткое время всю листву или же по частям, как бы по секторам кроны. Все это в экваториальной зоне происходит почти безо всякой регулярности в любое время года. Деревья, принадлежащие одному и тому же виду, сменяют листву также совершен-

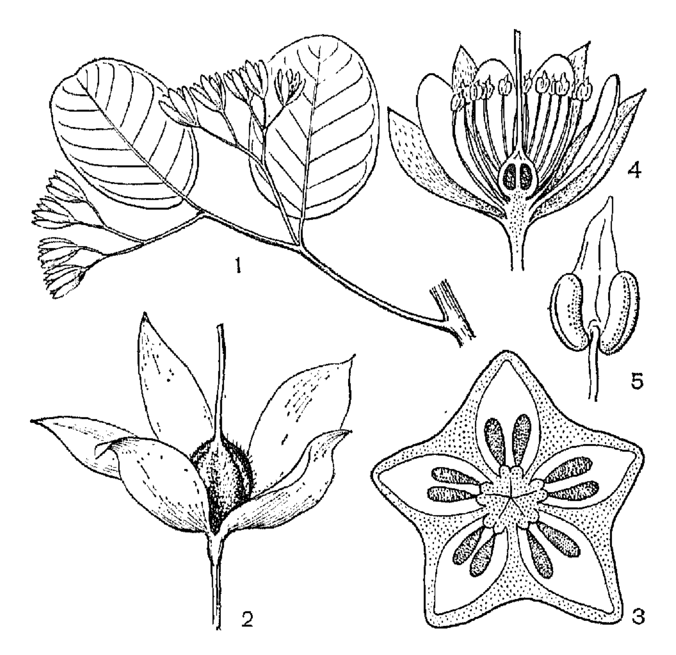



Рис. 65. Пакараймеа диптекарповая (Pakaraimaea dipterocarpaea):

*1* — ветка с листьями и соцветиями; *2* — молодой плод с разросшимися чашелистиками; *3* — завязь в поперечном разрезе (видны осевые семязачатки); *4* — цветок в разрезе; *5* — пыльник.

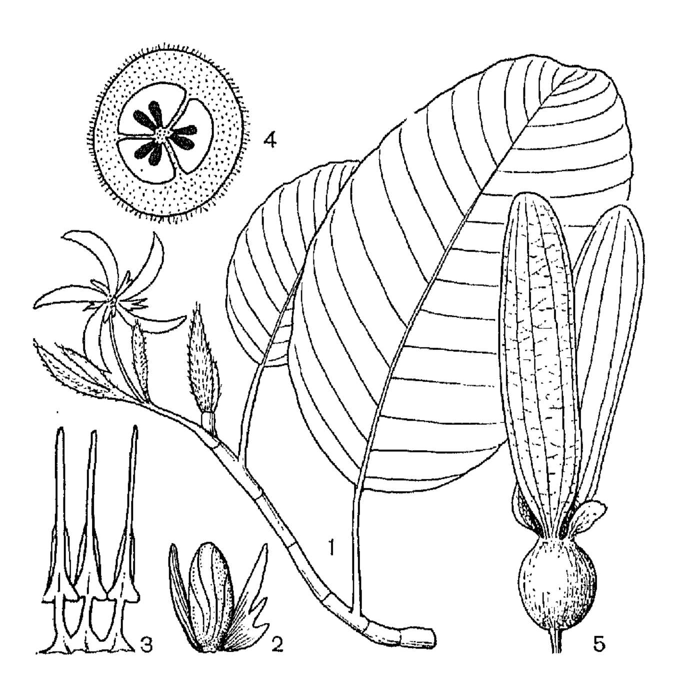



Рис. 66. Диптерокарпус туполистный (Dipterocarpus retusus):

*1* — ветка с цветком и листьями; *2* — цветок в почкосложении; *3* — тычинки; *4* — завязь в поперечном разрезе; *5* — плод (с разросшимися чашелистиками).

но независимо друг от друга. Подобным образом происходит и цветение, но если листья живут обычно не более года, нередко всего 8 месяцев, то цветение в некоторых случаях повторяется с частотой один раз в несколько лет. Лишь сравнительно молодые деревья цветут ежегодно.

У влажнотропических видов плоды и семена не имеют периода покоя и, падая на землю, немедленно прорастают и всходов бывает обычно много, если плоды не успевают истребить различные животные, например дикие свиньи, различные насекомые и др. Плоды диптерокарповых, хотя и снабжены крылоподобными разросшимися долями чашечки, не разносятся сколько-нибудь далеко по воздуху, а обычно падают вниз, вращаясь вокруг вертикальной оси наподобие авиабомбы со стабилизатором, так как в глубине тропического леса никакого ветра почти никогда не бывает. Лишь ветер, бушующий иногда над вершинами деревьев, способен сорвать с поверхности их крон и унести плоды и семена на большое расстояние, но обычно лишь на несколько десятков метров от материнского дерева.

Диптерокарповые доставляют древесину, годную для построек, а также для изготовления недорогой мебели. Часть видов обладает твердой и тяжелой древесиной, другая — мягкой и рыхлой и сравнительно легкой по весу. По окраске древесина разнообразна: красноватого, коричневатого или желтоватого оттенка. Плоды (семена) некоторых видов шореи содержат до 70% жирных масел, в некоторых случаях, будучи сварены, вполне съедобны и используются в пищу местным населением. Масло, содержащееся в плодах (семенах) диптерокарповых, похоже на кокосовое и используется в производстве шоколада, применяется в косметике.

При помощи подсочки из древесины ствола некоторых видов диптерокарповых получают медленно высыхающую смолу типа даммар. Она находит применение в производстве лаков и для конопачения щелей в сооружениях из дерева, подвергающихся воздействию влаги.

Из древесины *дриобаланопса ароматичного* (Dryobalanops aromatica, рис. 68) получают камфору, называемую борнеолом.

## СЕМЕЙСТВО САРКОЛЕНОВЫЕ (SARCOLAENACEAE)

Семейство сарколеновых включает 8 родов и 35 видов деревьев и кустарников, произрастающих на острове Мадагаскар. Объем семейства небольшой, входящие в него растения очень различны по внешнему облику и очень своеобразны по морфологическому строению.

Сарколеновые замечательны наличием у них обертки, окружающей 1 или 2 цветка и имею-

щей разнообразную (рис. 69) форму: воротника у родов *схизолена* (Schizolaena), *эремолена* (Eremolaena), толстой чаши с волосками или волосовидными придатками по краю у *лептолены* (Leptolaena), *ксилолены* (Xyloolaena) и *сарколены* (Sarcolaena), маленькой короны у *пенталены* (Pentalaena) или плюски у *перьеродендрона* (Perrierodendron). У рода *родолена* (Rhodolaena) обертка в период цветения не выражена, но вырастает и становится сочной у плодов. В период плодоношения обертки у всех родов увеличиваются в размерах, становясь мясистыми, или твердеют и заключают плод полностью (сарколена) или частично. Семейство таким образом проявляет явную тенденцию к ангиокарпии (покрытоплодности). Воротничковидные обертки превращаются при плодах в клейкий тонкий незамкнутый орган, часто глубоко рассеченный или 2—5-лопастный, с бахромчатыми или реснитчатыми краями. Существуют различные мнения по поводу происхождения оберток сарколеновых. В последнее время на основе анатомического изучения было показано, что эта структура листового происхождения.

Сарколеновые — обитатели литоральных и горных лесов, берегов рек. Они встречаются на скалистых и песчаных местах, на сухих холмах, песчаниках, гранитах, в саванне. Но особенно многочисленны они в древних склерофильных лесах, где входят в состав древесного яруса и подлеска. Их стволы и извилистые ветви часто покрыты там лишайниками и цветковыми эпифитами, главным образом из орхидных.

Сарколеновые — вечнозеленые (за исключением нескольких видов) ветвистые деревья высотой 10—15 м или низкие кустарники с цельными и цельнокрайными, обычно голыми кожистыми листьями на черешках, с перистым или дуговидным жилкованием. Листья их снабжены экстрапетиолярными или интрапетиолярными прилистниками, опадающими или реже сохраняющимися. Характерным признаком листьев некоторых видов являются 1 или 2 продольные бороздки по обеим сторонам от средней жилки. В мезофилле листа и в коре стеблей имеются слизевые ходы. Привлекают внимание цветки сарколеновых — яркие, белые, розовые или пурпуровые, одиночные или в парах, иногда очень крупные, похожие на цветки камелии (у родолены), но часто некрупные и в этом случае образующие метельчатые или зонтиковидные соцветия, пазушные или расположенные на концах побегов. У *схизолены стеблецветковой* (Schizolaena cauliflora) соцветия иногда располагаются прямо на стволах. Цветки имеют от 3 до 5 равных или неравных свободных чашелистиков и 5—6 свободных ле-

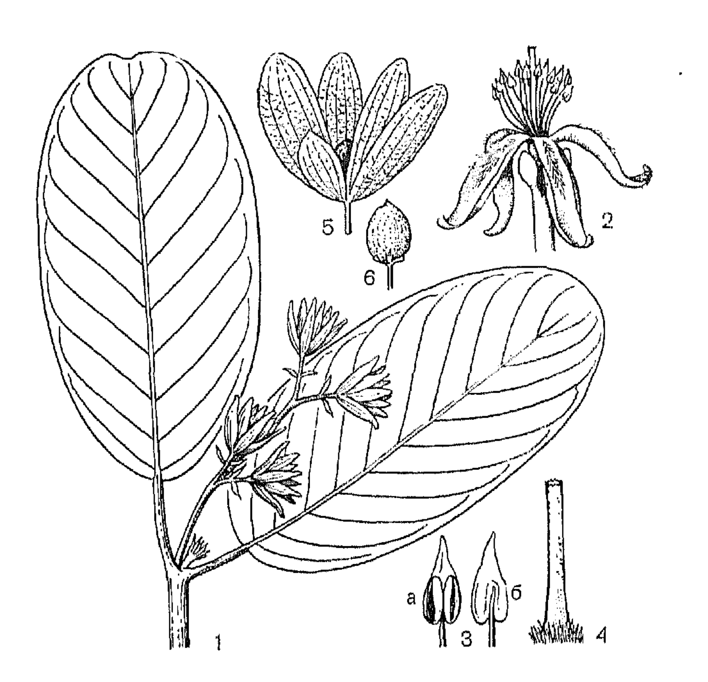



Рис. 67. Монотес африканский (Monotes africana):

*1 — цветущая ветвь (соцветие и листья); 2 — раскрытый цветок; 3 — пыльники (а — со спинной стороны, б — с брюшной стороны); 4 — столбик; 5 — плод (с разросшимися чашелистиками); 6 — плод (с удаленными чашелистиками).*

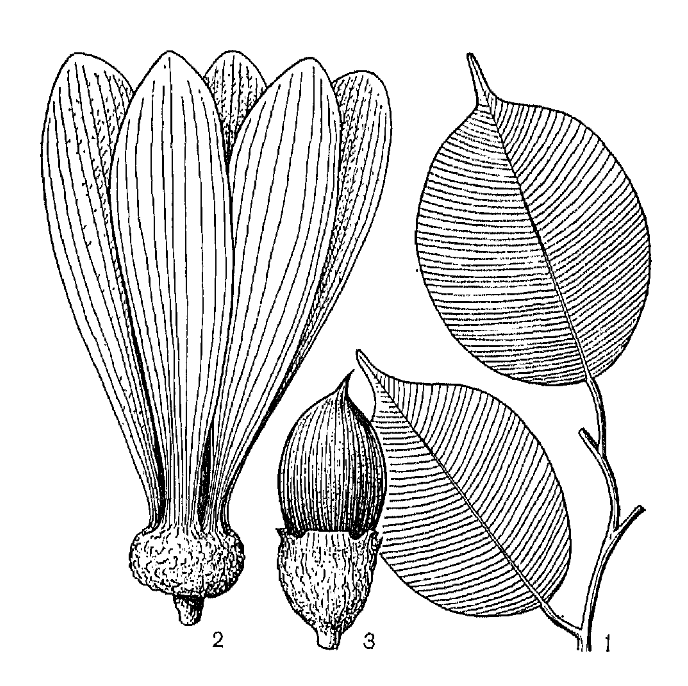



Рис. 68. Дриобаланопс ароматичный (Dryobalanops aromatica):

*1 — ветвь с листьями; 2 — плод (с разросшимися чашелистиками); 3 — плод (с удаленными чашелистиками).*

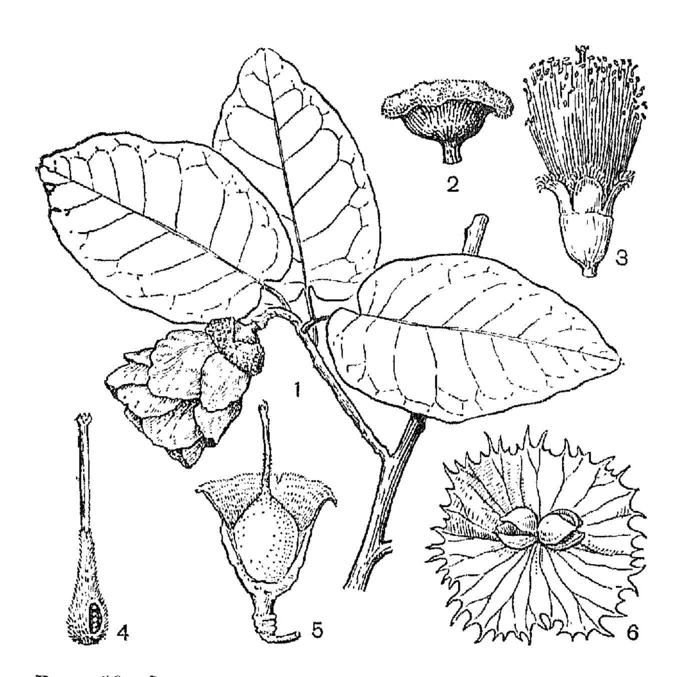



Рис. 69. Сарколеновые.

**Ксилолена Умбера** (Xyloolaena humbertii): *1* — ветвь с цветком; *2* — обертка; *3* — цветок без обертки и без околоцветника (виден лопастный диск); *4* — плодолистик; *5* — плод, у которого удалена часть обертки. **Схизолена липкая** (Schizolaena viscosa): *6* — обертка с двумя плодами.

пестков. Тычинки большей частью многочисленные (у видов схизолены их иногда больше 100), с неравной длины нитями, свободные или слегка сросшиеся у основания или объединенные в 5 пучков (у ксилолены), реже их всего 5—10 (у видов лептолены); они прикреплены по внутреннему краю в той или иной мере выраженного нектарного диска. Пыльцевые зерна соединены в тетрады. Завязь верхняя, 1—5-гнездная, с толстым, расширенным наверху в лопастное рыльце столбиком и с разнообразным числом (от 1 до многочисленных) анатропных висячих или прямостоячих семязачатков в каждом гнезде. Плоды сарколеновых либо локулицидные коробочки, либо нераскрывающиеся односемянные. Сочная обертка плодов некоторых видов, по утверждению некоторых ботаников, приятная на вкус, возможно, привлекает каких-то животных, способствующих распространению семян. Той же цели служит, вероятно, и клейкость воротничковидных оберток при плодах.

Процесс опыления сарколеновых, представляющий особый интерес в связи со строением их тетрад, гладких или со сложной скульптурой внешних стенок, изучен недостаточно. Хотя несомненно, что их яркие выделяющие нектар цветки и соцветия привлекают внимание насекомых, механизм переноса крупных, в особенности гладких, тетрад должен представлять определенные трудности. Никаких особых приспособлений для переноса насекомыми у тетрад не обнаружено.

Сарколеновые — древний эндемик Мадагаскара. Большое разнообразие представителей семейства и высокая специализация в структуре его репродуктивных органов говорят о том, что семейство прошло длительный путь эволюции в составе древней оригинальной флоры этого острова. К сожалению, ареал видов этого семейства, заслуживающих внимания и как научные объекты, и как декоративные растения, в настоящее время сокращается в связи с уничтожением лесов на острове Мадагаскар.

## СЕМЕЙСТВО БОМБАКСОВЫЕ, ИЛИ БАОБАБОВЫЕ (BOMBACACEAE)

Бомбаксовые — своеобразнейшая группа тропических деревьев, близкородственная мальвовым и нечетко от них отграниченная. В семействе обычно выделяют 3 трибы: бомбаксовые (Bombaceae), широко распространенные в тропиках Нового и Старого Света, матизиевые (Matisieae), произрастающие в районах неотрописа, и палеотропическую трибу дуриановых (Durioneae). Английский ботаник Дж. **Хатчинсон** (1967) увеличивает число триб до 6. В семействе около 30 родов и до 280 видов.

Семейство бомбаксовых представлено листопадными или вечнозелеными деревьями с очередными пальчатосложными или простыми листьями, большей частью крупными и обычно актиноморфными обоеполыми цветками. Околоцветник обычно подпирается подчашием, образованным в результате агрегаций прицветничков (брактеолей). Чашелистиков 5, свободных или сросшихся у основания. Лепестков 5, или иногда они отсутствуют. Тычинок в большинстве случаев много, их длинные нити у большинства видов срастаются в нижней части в трубку, окружающую гинецей. Гинецей из 2—5 (10) плодолистиков с головчатым или лопастным столбиком. Завязь (10) 5—2-гнездная, с 1, 2 или многими семязачатками в каждом гнезде. Плод — локулицидная коробочка, иногда не раскрывающаяся (как у *адансонии* — Adansonia). Семена часто бывают погружены в многочисленные волоски, отходящие, однако, не от семян, как у хлопчатника, а от стенок околоплодника. Эндосперм в семенах отсутствует или скудный.

Бомбаксовые относятся к числу тех немногих семейств, цветки у которых опыляются преимущественно летучими мышами. Их посещают также разнообразные насекомые и птицы — охотники за нектаром, скапливающимся обычно в основании чашелистиков. Цветки, как правило, живут недолго, обычно лишь одну ночь,

после чего опадают, образуя под деревом сплошной «цветочный» покров. Интересен процесс опадания тычинок. У большинства видов тычинки и тычиночная трубка опадают как одно целое, трубка не разрывается и, как платье, «снимается через голову»; при этом пыльники касаются рыльца цветка и происходит самоопыление. Вероятно, таким образом растение страхует себя на тот случай, если перекрестное опыление не осуществилось. И поскольку цветки многих бомбаксовых самофертильны, у них и после самоопыления развиваются нормальные плоды и семена.

Общий ареал семейства пантропический, но большинство его видов (триба дуриановых — исключение) распространены в засушливых районах тропиков и являются характерными компонентами сухих африканских саванн, южноамериканских листопадных редколесий (каатинг), бразильских приморских кустарниковых формаций (рестинг), сухих тропических лесов.

Жизнь в условиях недостатка почвенной влаги накладывает отпечаток на весь облик бомбаксовых. Непропорционально толстые, бутылевидные стволы многих из них — в сущности хранилища влаги, и в древесине бомбаксовых, почти всегда мягкой, преобладает паренхимная водозапасающая ткань. Свежесрубленная древесина пропитана водой и очень тяжела, но при подсыхании становится нередко легче пробки. «Чемпионом легкого веса» часто считают древесину бальсы — *охромы пирамидальной* (Ochroma pyramidale, рис. 70) — единственного вида рода охрома из трибы матизиевых. Это быстро растущие довольно высокие стройные деревья вторичных тропических лесов, распространенные от Южной Мексики до Северного Перу. Из сухих стволов охромы древние инки сооружали плоты; мореходные качества бальсовых плотов высоко оценили и современные мореплаватели на «Кон-Тики» и др. Еще более легкая, но менее прочная, чем у бальсы, древесина *каванильесии платанолистной* (Cavanillesia platanifolia) — крупного листопадного дерева с мелкими красноватыми цветками, собранными в зонтиковидные соцветия. Кавапильесия распространена от Панамы до Перу и отличается своеобразными крылатыми плодами (с 5 крыльями длиной до 15 см), несущими обычно 5 крупных семян, а также наличием перегородок в древесине.

Несколько своеобразно решена проблема запасания влаги у *сейбы мелколистной* (Ceiba parvifolia) — небольшого дерева из трибы бомбаксовых, произрастающего в районах Мексики с длительным засушливым периодом. На корнях этого растения образуются вздутия диаметром до 30 см, в период дождей в их губчатой сердцевине накапливается влага, расходуемая затем во время засухи. Эти «корневые хранилища влаги» могут функционировать много лет. Другой представитель этого неотропического рода — *сейба пятитычинковая* (C. pentandra, табл. 18) — одно из наиболее величественных деревьев Центральной Америки всегда привлекает внимание и широко культивируется по всей тропической зоне. Ее светлосерые, гладкие стволы, увенчанные густой раскидистой кроной, могут достигать в высоту 45 м и в диаметре 4 м. Размеры дерева кажутся еще большими на фоне низкорослой растительности окружающих ее открытых пространств. У молодых деревьев ствол и ветви нередко усажены мощными, короткими шипами, сохраняющимися у некоторых форм в течение всей жизни. В основании стволов обычны досковидные корни, иногда на несколько метров тянущиеся по поверхности почвы. Сейба — листопадное растение, однако процесс сбрасывания листьев иногда затягивается на длительное время, отчего и создается впечатление автономности развития отдельных частей кроны: одни ветви полностью облиственны, другие голые, третьи находятся в стадии листопада. На безлистных ветвях сейбы появляются пучки невзрачных — беловато-желтых цветков 2—5 см в поперечнике, имеющих, в отличие от большинства бомбаксовых, лишь 5 групп тычинок. Цветки раскрываются во второй половине дня и опыляются пчелами и ночью летучими мышами. Плоды сейбы — продолговатые твердые коробочки длиной 10—12 см, внутренние стенки их покрыты массой тонких шелковистых волосков, среди которых расположено множество мелких, едва заметных коричневатых семян. На одном дереве их может развиться более миллиона. Ко времени раскрытия коробочки волоски отрываются от ее стенки и с помощью выделяемой слизи приклеиваются к необычайно легким семенам, увеличивая их «летательную способность» и дальность распространения. Эти волоски-волокна, имеющиеся в плодах у представителей многих родов бомбаксовых, называют «капок» и широко используют вместо ваты для набивки подушек, в производстве мягкой мебели, для спасательных жилетов (капок очень слабо намокает) и курток. Сейба — основной поставщик капока, и поэтому ее называют также шерстяным, шелковым или хлопковым деревом, хотя капок не используют для изготовления пряжи и тканей. Источником капока служит также близкий к сейбе южноамериканский род *хоризия* (Chorisia).

Бомбаксовые даже в тропических лесах растут преимущественно на открытых участках, по опушкам, на сухих скалистых склонах. *Бомбакс сейба* (Bombax ceiba), напротив, произрастает на влажных почвах вдоль рек.

Его ареал ограничен тропиками Старого Света (от Азии до Новой Гвинеи). В Индии это одно из крупнейших деревьев с огромными досковидными корнями и множеством ярко-красных цветков (табл. 19). В плодах его — обилие капока. В американских тропиках на избыточно увлажненных местах растет *пахира водная* (Pachira aquatica) — небольшое дерево с характерными ходульными корнями и необычайно красивыми, огромными (до 35 см длины) цветками (табл. 19). На Кубе есть интересные растительные формации с господством *бомбакопсиса кубинского* (Bombacopsis cubensis, рис. 70) — небольшого листопадного дерева со сбежистым стволом, пальчатосложными листьями и тонкой, гладкой, зеленовато-серой корой. Участки этих своеобразных сухих лесов развиваются на отвесных склонах причудливейших известняковых останцов — могот. Корни дерева проникают в трещины горной породы и как бы наплывают на выступы скал, удерживая толстые стволы на очень крутых склонах. Бомбакопсис кубинский сбрасывает листья в сухое время года (зимой) и обычно вскоре после этого его ствол и ветви становятся ярко-зелеными и принимают на себя функцию фотосинтеза. На безлистных ветвях появляются крупные цветки с 5 узкими лепестками и короткой чашечкой. Изящность им придают многочисленные тычинки с длинными беловато-розовыми нитями, только в нижней части объединенными в трубку.

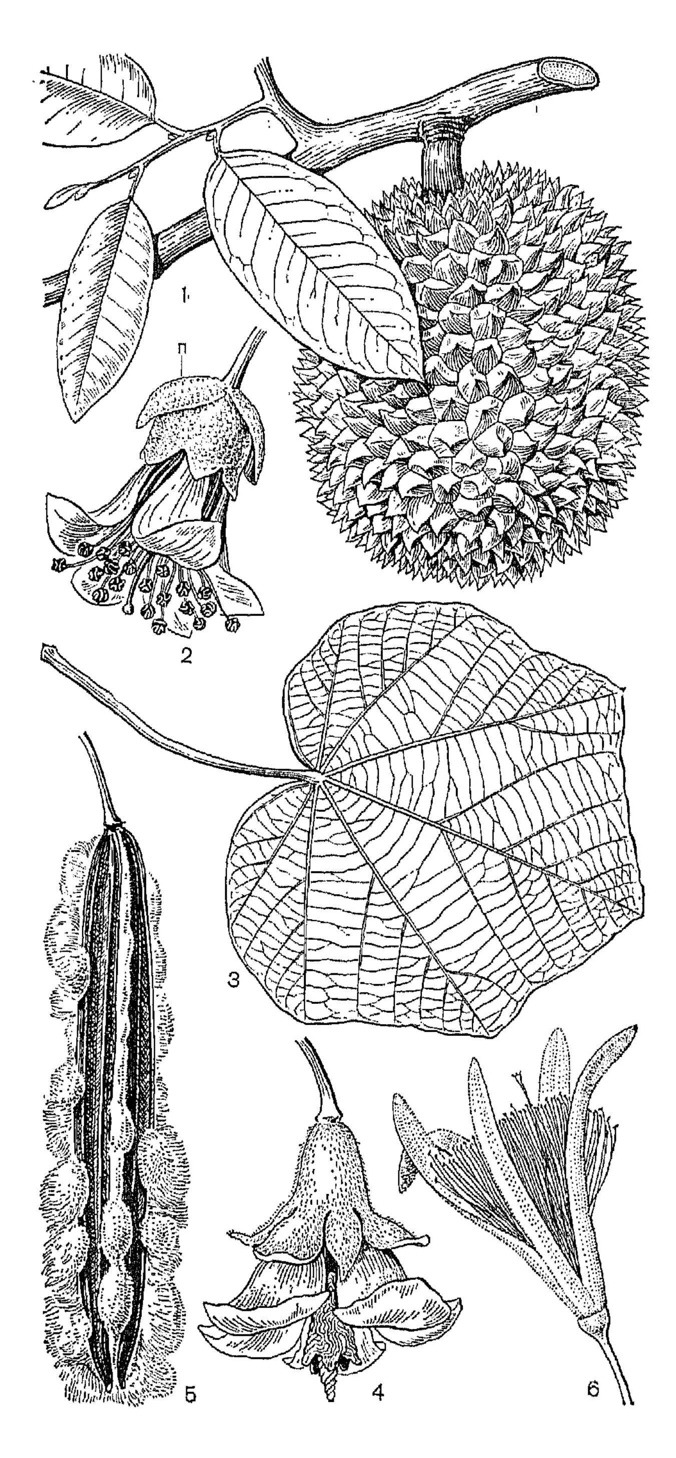


Рис. 70. Бомбаксовые.

Дуриан цибетиновый (Durio zibethinus): *1* — ветвь с листьями и плодом; *2* — цветок (*п* — подчашие). Охрома пирамидальная, или бальса (Ochroma pyramidale): *3* — лист; *4* — цветок; *5* — раскрывающийся плод (видны тончайшие волоски — капок, в которые погружены семена). Бомбакопсис кубинский (Bombacopsis cubensis): *6* — раскрывающийся цветок.

Бомбакопсисы — растения неотрописа и только *бомбакопсис голый* (B. glabra) распространен и в тропической Африке. Это вечнозеленый кустарник или небольшое деревцо с огромными беловато-желтоватыми цветками. К ночи они раскрываются, их лепестки отгибаются и свертываются кнаружи, обнажая блестящие лучи многочисленных белых тычинок. Среди них такой же длины гинецей, оканчивающийся 5-лопастным рыльцем. Цветки видны в темноте, имеют слабый запах, чем и привлекают летучих мышей, посещающих их ради нектара. От ползающих насекомых — поедателей нектара цветок вырабатывает «отвлекающий» секрет, выделяемый 5 желёзками, находящимися с внешней стороны основания чашечки. Прожив всего одну ночь, цветки к утру уже опадают, остается только чашечка, защищающая развивающийся плод.

Самые замечательные представители трибы бомбаксовых, несомненно, баобабы — виды рода *адансония* (Adansonia). Это жители Старого Света, распространенные на Мадагаскаре (6 видов), в Северной Австралии (2) и в Африке (1). Такой разрыв ареала рода мог произойти лишь очень давно и указывает на древность группы. Африканский *баобаб* (A. digitata, табл. 19) — наиболее знаменитый представи-

тель рода — действительно фантастическое дерево, вошедшее в легенды, художественную литературу, часто изображаемое на марках, картинах, плакатах. Его не без основания считают восьмым чудом света. Необычайно толстые стволы баобабов могут достигать в диаметре 9 м (площадь поперечного сечения такого ствола более 60 м²!), и, поскольку деревья невысоки, гротескная толщина их особенно поражает. Как и другие деревья сухих африканских саванн, баобабы развивают мощную корневую систему, обеспечивающую растение более или менее достаточным количеством влаги. Узловатые, большого диаметра корни баобабов нередко простираются по поверхности почвы на десятки метров, занимая огромное пространство. (Эту «захватническую» особенность баобаба интересно, символически интерпретировал Сент-Экзюпери в «Маленьком принце».)

Цветут баобабы чаще на безлистных ветвях. Их шаровидные цветочные почки, висящие на длинных цветоножках, раскрываются к вечеру или ночью; тогда и появляются крупные белые цветки со своеобразным довольно приятным запахом, привлекающим опылителей. 5-членные чашечка и венчик окружают тычинную трубку, оканчивающуюся пучком многочисленных тычинок, и среди них, несколько сбоку, расположен гинецей, значительно превышающий их по длине. Ночью цветки опыляются летучими мышами, а утром уже подвядают, приобретают неприятный запах и опадают.

Плоды баобабов — яйцевидные, толстостенные, войлочно опушенные коробочки; содержат они множество мелких черных семян, распространяемых животными. Семена вкраплены в белую мякоть, кисловатый вкус которой привлекает многих животных, особенно обезьян, отчего баобаб называют также обезьяним хлебом.

Индийский ботаник К. М. Вайд склонен именно баобаб считать мифическим деревом «кальпа-врикша», так часто упоминающимся в индийском эпосе и запечатленным в древних скульптурных украшениях. Согласно легенде, надо только встать под ветви дерева, и оно, подобно нашей скатерти-самобранке, даст все, что у него просят. Баобаб действительно много дает человеку. Из коры получают грубое, необычайно прочное волокно, идущее на изготовление рыболовных сетей, мешков, седел, бумаги и даже одежды; листья отваривают и едят как овощи; плоды заменяют фрукты, из них приготавливают также напиток типа «лимонада», отсюда и еще одно название баобаба — лимонадное дерево. Полые стволы деревьев используют как временные жилища и кладовые для хранения зерна, а в крайне засушливых районах Африки их специально приспосабливают под резервуары для хранения воды.

Баобабы — листопадные растения и в безлистном состоянии нередко имеют курьезный вид деревьев, растущих вверх корнями, с ветвями, распростертыми по земле. Африканская легенда так объясняет это. Творец посадил баобаб в долине реки Конго, но дерево стало жаловаться на сырость тех мест. Тогда его пересадили на склон Лунных гор, но и здесь баобаб не был доволен своей судьбой. Рассердившись на постоянные жалобы дерева, творец вырвал его и кинул на сухую африканскую землю. С тех пор баобаб и растет вверх корнями.

Чрезвычайно мягкая, пересыщенная водой древесина баобабов подвержена грибковым заболеваниям, отчего стволы взрослых растений обычно полые. Мощные на вид деревья нередко оказываются «колоссами на глиняных ногах», и слоны, хотя и не без труда, валят их, поедая не только листья и ветви, но и влажную древесину стволов. Отмирает баобаб также иначе, чем другие деревья; он как бы рассыпается и, постепенно оседая, оставляет после себя лишь груду волокна на поверхности земли. И тем не менее баобабы необычайно живучи, они не боятся ни огня, ни воды, как гласит индийская легенда. Если его кора сожжена или содрана, дерево ее быстро восстанавливает. Оно продолжает цвести и плодоносить, даже когда по прихоти человека полый ствол его заполняют водой или превращают в жилище. Цепляются за жизнь и поваленные деревья, быстро развивая новые корни, а листья их не прекращают ассимилировать. Не удивительно поэтому, что дерево с такой, казалось бы, непрочной древесиной — одно из наиболее долгоживущих растений Земли. А. Гумбольдт назвал их древнейшим органическим памятником нашей планеты, а проведенные уже в наше время методом радиоактивного углерода (по $C^{14}$) подсчеты возраста африканского баобаба показали (по данным Е. Сварта) более 5500 лет для дерева диаметром 4,5 м. Это очень близко к возрасту, определенному почти 200 лет назад французским ботаником М. Адансоном, в честь которого и был назван род. И хотя многих исследователей пугает столь большая цифра и есть определения, указывающие на более молодой возраст баобабов (3000 и даже 1000 лет), сомнений нет, что баобабы — долгожители Земли.

В отличие от большинства бомбаксовых, развивающихся в засушливых местообитаниях, произрастание представителей трибы дуриановых связано с влажными районами Юго-Восточной Азии, а виды рода *камптостемон* (Camptostemon) — жители мангровых зарослей побе-

режья Северной Австралии, Новой Гвинеи и на Малайском архипелаге. В дождевых тропических лесах Юго-Восточной Азии распространено более 30 видов рода *дуриан* (Durio). Это большие, слабо ветвящиеся, вечнозеленые деревья с корнями-подпорками и простыми листьями. Их крупные белые или красные цветки развиваются на стволах (каулифлория) или крупных ветвях (рамифлория), раскрываются к вечеру и опыляются летучими мышами и пчелами. *Дуриан цибетиновый* (D. zibethinus, рис. 70), видовое название которого происходит от слова «цибетин» — пахучее вещество, выделяемое особыми железами хищных млекопитающих циветты и виверры, знаменит своими плодами, издающими резкий, чрезвычайно неприятный запах. Плоды дуриана достигают в диаметре до 20 см и массы до 4 кг, имеют очень твердую оболочку и покрыты мощными колючками, защищающими содержимое недозрелого плода от животных. Раскрывается плод 5 створками, по краю которых расположены темные семена с мясистыми придатками — ариллусами. Насколько отвратителен запах плода, настолько же приятен вкус ариллусов, напоминающий взбитые сливки с примесью земляники, ананаса и прочих вкусных вещей. Говорят, отважившийся попробовать плод дуриана (точнее, ариллусы) сохраняет пристрастие к нему всю жизнь. Дуриан широко культивируют как плодовое дерево, особенно в тропической Азии.

## СЕМЕЙСТВО МАЛЬВОВЫЕ (MALVACEAE)

Мальвовые известны многим по культивируемым в качестве декоративных растений «мальвам», которыми называют не только виды собственно *мальвы*, или *просвирника* (Malva), но и виды близких родов семейства — *штокрозы* (Alcea) и *хатьмы* (Lavatera). Однако к этому семейству принадлежит еще одна из основных технических культур человечества — *хлопчатник* (Gossypium), волокно которого идет на изготовление хлопчатобумажных тканей, а также еще целый ряд технических и декоративных растений.

Мальвовые умереннотеплых областей — многолетние или однолетние травы, однако в тропиках и субтропиках, где сосредоточено значительное большинство видов этого семейства, имеется немало кустарников и небольших деревьев. Для всего семейства, но в меньшей степени для переходных к бомбаксовым триб гибискусовых (Hibisceae) и хлопчатниковых (Gossypeae), очень характерно присутствие во всех их частях слизистых вместилищ, состоящих или из отдельных клеток, или из слившихся между собой групп клеток. Вероятно, они играют какую-то роль в водном балансе растения, связывая воду. Не случайно многие мальвовые могут обитать даже в условиях пустыни, сохраняя мезофильный облик. Для многих представителей семейства характерно еще опушение из звездчатых волосков, хотя простые и железистые волоски встречаются не так уж редко.

Листья мальвовых очередные, с прилистниками, пальчатолопастные или пальчатораздельные, реже цельные. Лишь высокогорный вид Чилийских Анд — *мальваструм мытниколистный* (Malvastrum pediculariifolium) имеет глубоко перисторассеченные листья, покрытые густым опушением. Этот вид очень оригинален и по внешнему облику: образует густые дерновины с розетками листьев, из которых выходят очень короткие генеративные побеги, несущие 1 лист и 1 довольно крупный цветок, как бы сидящий на черешке листа.

Актиноморфные, реже немного зигоморфные, обычно обоеполые и пятичленные цветки нередко располагаются по одному или пучками в пазухах обычных листьев, однако не менее часто они образуют сложные верхоцветные соцветия: кистевидные, метелковидные или колосовидные, располагаясь в пазухах прицветников. У бразильского кустарника *гётеи стеблецветной* (Goethea cauliflora) хорошо выражена каулифлория: цветки образуются на старых ветвях.

Для многих родов семейства очень характерно присутствие у основания цветков обертки (как бы второй чашечки) — подчашия, состоящего из свободных или сросшихся между собой листочков и, по-видимому, происходящего из тесно сближенных прицветников (рис. 71). Истинная чашечка состоит из 5 свободных или сросшихся между собой листочков. Обычно она сохраняется при плодах, а у *гибискуса тройчатого* (Hibiscus trionum) даже разрастается и становится перепончатой, но у видов рода *абельмосхус* (Abelmoschus) чашечка быстро опадает.

Венчик мальвовых имеет свойственную всему семейству особенность: каждый из его 5 лепестков срастается у основания с тычиночной трубкой. Таким образом тычиночная трубка объединяет все лепестки в одно целое, вследствие чего венчик обычно опадает целиком, производя впечатление сростнолепестного. Тычинки в 2 кругах, в результате многократного ветвления тычинок внутреннего круга обычно очень многочисленные (тычинки внешнего круга часто отсутствуют или превращаются в стаминодии); нити, сросшиеся в трубку; вследствие расщепления нитей пыльники одногнездные (каждый соответствует половине пыльника). Пыльцевые зерна почти всегда покрыты шипами или шипиками.

На строении гинецея и плода основывается деление мальвовых на 5 триб. У трех триб гинецей при развитии плода распадается на отдельные плодолистики и образует дробный плод, отдельные части которого (доли плода, или мерикарпии) могут иметь несколько семян (3—9 у *канатника* — Abutilon) и раскрываться продольной щелью или только одно семя и не раскрываться. Отходящие от внутренней части плодолистиков столбики могут быть свободными или срастаются в один общий столбик, заканчивающийся рыльцевыми ветвями, выступающими из тычиночной трубки. У родов небольшой трибы малопиевых (Malopeae) доли плода расположены как бы в несколько этажей на удлиненном цветоложе (рис. 72, *4*). У двух других триб они расположены в 1 ряд кольцом, причем у наиболее богатой видами трибы мальвовых (Malveae) число столбиков соответствует числу плодолистиков, а у трибы уреновых (Ureneae) их вдвое больше, чем плодолистиков. Один новозеландский вид рода *плагиантус* (Plagianthus) из трибы мальвовых как исключение имеет только один, передний плодолистик.

Трибы гибискусовых (Hibisceae) и хлопчатниковых (Gossypeae) имеют нераспадающийся гинецей, образующий плод — многогнездную коробочку, почти всегда раскрывающуюся продольными щелями (рис. 71, *6*). Верхушечный столбик заканчивается у них лопастным или головчатым рыльцем. Выделенная лишь в последнее время триба хлопчатниковых отличается от гибискусовых (как и от других триб семейства) главным образом слабодифференцированным зародышем и способностью синтезировать алкалоидоподобное вещество госсипол.

Мальвовые насчитывают около 85 родов и до 1600 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических, а отчасти также в умеренно-теплых областях обоих полушарий. Их нет в Арктике и почти нет в северной части лесной зоны, а в высокогорья (до 4600 м) заходят только виды южноамериканского рода мальваструм.

В экологическом отношении мальвовые преимущественно мезофильные растения, не играющие существенной роли в растительных группировках. Среди них нет как настоящих водных растений, так и вполне типичных ксерофитов, хотя некоторые виды заходят даже в пустыни. Многие виды как в тропиках, так и во внетропических областях являются широко распространенными рудеральными сорняками.

При обоеполых цветках самоопылению у мальвовых обычно препятствует протандрия: рыльце или рыльцевые ветви показываются из тычиночной трубки только при пустых или почти пустых пыльниках. Однако у многих

Рис. 71. Мальвовые.

Мальва незамеченная (Malva neglecta): *1* — общий вид; *2* — плод. Алтей лекарственный (Althaea officinalis): *3* — общий вид; *4* — чашечка с подчашием. Гибискус сирийский (Hibiscus syriacus): *5* — общий вид; *6* — плоды. Хлопчатник травянистый (Gossypium herbaceum): *7* — общий вид; *8* — семя.

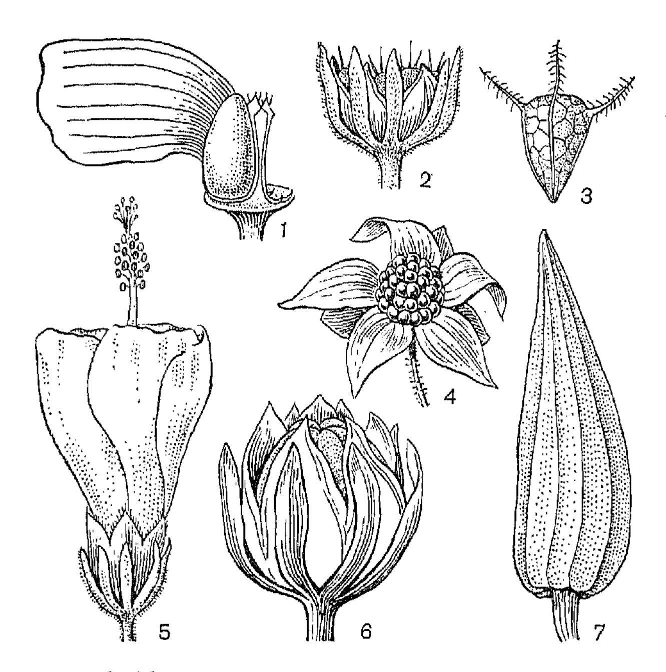



Рис. 72. Мальвовые.

Хохерия обыкновенная (Hoheria populnea): *1* — часть плода с семенем. Павония обыкновенная (Pavonia communis): *2* — плод; *3* — часть плода с семенем. Малопе малакоподобный (Malope malacoides): *4* — плод. Мальвавискус древовидный (Malvaviscus arboreus): *5* — цветок; *6* — плод. Абельмосхус съедобный (Abelmoschus esculentus): *7* — плод.

видов в конце цветения происходит самоопыление. При этом рыльцевые ветви загибаются вниз, касаясь пыльников (например, у гибискуса тройчатого или *мальвы приземистой* — Malva pusilla), реже, как у *павонии Кочи* (Pavonia kotshyi) из Сахары, напротив, изгибаются нити внутренних тычинок, касаясь пыльниками волосистых лопастей рыльца. *Мальва мелкоцветковая* (Malva parviflora) имеет факультативно-клейстогамные цветки, а у бразильской *павонии копьевидной* (P. hastata) сначала образуются мелкие клейстогамные цветки с сомкнутыми чашелистиками, а потом более крупные хазмогамные, но редко плодоносящие цветки.

К немногим двудомным мальвовым принадлежат новозеландский *плагиантус березовый* (Plagianthus betulinus) и американская *напея двудомная* (Napaea dioica). У плагиантуса мужские цветки беловато-желтые и собраны густыми метелками, а женские — зеленоватые и образуют более рыхлые соцветия.

Опылителями большинства перекрестноопыляющихся мальвовых являются насекомые, получающие из цветков нектар и пыльцу. Однако в американских тропиках многие мальвовые опыляются колибри и имеют наиболее привлекательные для них крупные ярко-красные цветки. У бразильской *гётеи багряной* (Goethea coccinea) очень крупное ярко-красное подчашие окружает чашечку и венчик цветка, а у другого бразильского мальвового — *павонии многоцветковой* (Pavonia multiflora) — интенсивно-красные прицветники прикрывают трубкообразный, снаружи темно-фиолетовый, внутри темно-пурпурный венчик. Очень декоративно также опыляемое колибри американское мальвовое *мальвавискус древовидный* (Malvaviscus arboreus, рис. 72), одновременно раскрывающиеся крупные красные цветки которого (рис. 72, *5* и *6*) покрывают всю наружную поверхность кроны дерева. Обычный в Африке и Индии *канатник индийский* (Abutilon indicum) опыляется птицами из семейства нектарниц, а некоторые другие цветущие ночью виды этого рода опыляются летучими мышами. Преимущественно летучими мышами опыляется и широко распространенный на морских побережьях тропиков *гибискус липовидный* (Hibiscus tiliaceus). У этого вида венчики распускаются желтыми, а потом становятся красными, так что на одном и том же дереве можно видеть одновременно цветки разной окраски.

Способы распространения плодов мальвовых очень различны. Семена и плоды многих видов, не имеющие специальных приспособлений для распространения (например, рудерального сорняка мальвы приземистой), могут разноситься животными и человеком вместе с комочками почвы. Имеются и более совершенные приспособления для зоохории. Так, доли дробного плода павонии несут 3 длинных шипа, покрытых вниз обращенными шипиками (рис. 72, *2* и *3*), а *урены лопастной* (Urena lobata) покрыты короткими шипами, несущими на верхушке венец шипиков, и поэтому легко распространяются, цепляясь за шерсть животных или одежду человека. Эндозоохорно распространяются мясистые ягодообразные плоды мальвавискуса, распадающиеся на 5 невскрывающихся частей.

Легкие доли дробных плодов многих видов мальвовых распространяются с помощью ветра. У новозеландского рода *хохерия* (Hoheria) каждая доля имеет длинное крыло, напоминающее крылатку клена (рис. 72, *1*), а у южноамериканской *кристарии* (Cristaria) — 2 более коротких крыла, что существенно увеличивает их парусность. Окутанные длинными волосками семена хлопчатника (рис. 71, *8*) легко разносятся ветром на большие расстояния. Нераскрывающиеся коробочки небольшого дерева *теспезии обыкновенной* (Thespesia populnea) могут по нескольку месяцев плавать в морской воде, сохраняя жизнеспособность, чем, вероятно, объясняется его очень широкое распространение по морским побережьям тропиков.

Значение мальвовых в жизни человека достаточно велико. Прежде всего к этому семейству

принадлежит хлопчатник — важнейшая техническая культура, дающая более 50% мирового производства волокна (рис. 71, *7* и *8*). Хлопковое волокно — длинные и прочные волоски, окутывающие семена, дает вату и перерабатываются на пряжу, идущую на изготовление различных тканей. Кроме того, масло из семян хлопчатника также имеет большое техническое значение (используется для производства мыла, свечей и других товаров) и может употребляться в пищу. Для самых различных целей используются также отходы, полученные при очистке семян в маслобойной промышленности. Интересно, что хлопчатник был введен человеком в культуру вполне независимо, но почти одновременно в Южной Азии, Африке и Центральной Америке еще 3000—2000 лет до н. э. Обычно культивируются 4 вида, из которых *хлопчатник травянистый* (G. herbaceum) и *хлопчатник древовидный* (G. arboreum) имеют афроазиатское происхождение, а *хлопчатник обыкновенный* (G. hirsutum) и *хлопчатник барбадосский* (G. barbadense) — американское.

Многие другие мальвовые дают прочное лубяное волокно, используемое для производства грубых тканей (мешковины и брезента), веревок и канатов. Из них наиболее известны *кенаф* (H. cannabinus), дающий пеньку «гамбо» и издавна культивируемый во многих странах Африки и Южной Азии, и *канатник Теофраста* (Abutilon theophrasti), особенно широко культивируемый в Китае. Их семена, подобно семенам хлопчатника, дают техническое масло. В тропических странах пригодное для технических целей волокно получают еще из некоторых видов гибискуса, урены лопастной, напеи двудомной, *сиды ромболистной* (Sida rhombifolia) и некоторых других мальвовых.

Из многочисленных декоративных мальвовых следует особенно отметить культивируемые почти повсюду в умеренно теплых странах в комнатах и оранжереях виды гибискуса «*китайскую розу*» (H. rosa-sinensis), *гибискус сирийский* (H. syriacus) (рис. 71, *5* и *6*) и *гибискус гибридный* (H. hybridus), полученный в результате гибридизации нескольких видов, в том числе оригинального африканского вида *гибискуса рассеченнолепестного* (H. schizopetalus) с загнутыми назад рассеченными лепестками. В настоящее время известно более 1000 садовых разновидностей гибискуса с разнообразной формой и окраской цветков.

В странах с умеренно теплым климатом, в том числе и в СССР, в садах и парках широко культивируются различные сорта *штокрозы розовой* (Alcea rosea) с крупными цветками разнообразной окраски. Ее нередко называют «мальвой» или «рожей», как и другие декоративные мальвовые умеренных широт: *мальву мавританскую* (M. mauritiana), *мальву лесную* (M. sylvestris), *мальву мускусную* (M. moschata), *хатьму тюрингскую* (Lavatera thuringiaca) и др.

Листья и молодые побеги некоторых мальв, особенно *мальвы мутовчатой* (M. verticillata) с ее курчаволистной разновидностью (var. crispa) и *мальвы незамеченной* (M. neglecta, рис. 71), богаты витаминами и нередко используются в пищу в качестве листового овоща. В Южной Азии (в том числе, на юге СССР) ради съедобных в недозрелом состоянии плодов, называемых «гамбо» или «окра» (рис. 72, 7), культивируется *абельмосхус съедобный*, или *бамия* (Abelmoschus esculentus, рис. 72). Из семян этого вида приготовляют напиток, напоминающий кофе. Другой вид этого рода — *абельмосхус мускусный* (A. moschatus) — содержит мускусоподобное вещество, употребляемое в парфюмерии под названием «амбретта».

Наконец, присутствие во всех частях мальвовых слизистых веществ определяет возможность использования многих видов для целей медицины. В странах с умеренно теплым климатом особенно широко используются корни *алтея лекарственного* (Althaea officinalis) (рис. 71, *3* и *4*) в качестве отхаркивающего, мягчительного и противовоспалительного средства.

## ПОРЯДОК МОЛОЧАЙНЫЕ (EUPHORBIALES)

### СЕМЕЙСТВО МОЛОЧАЙНЫЕ (EUPHORBIACEAE)

К семейству молочайных относятся не менее 300 родов и по меньшей мере 7500 видов. Они населяют главным образом тропические и субтропические области Африки, Южной Америки, Южной и Юго-Восточной Азии. Встречаются они и в умеренных областях земного шара, однако в этих районах они не играют столь большой роли и представлены лишь травянистыми формами. В арктической зоне молочайные отсутствуют.

Разнообразие экологических ниш, заселенных видами семейства, определяет чрезвычайное богатство и разнообразие жизненных форм. Это и стройные высокие деревья тропического дождевого леса, и очень похожие на кактусы древовидные стеблевые суккуленты засушливых областей тропиков, главным образом Африки. Многие австралийские молочайные имеют

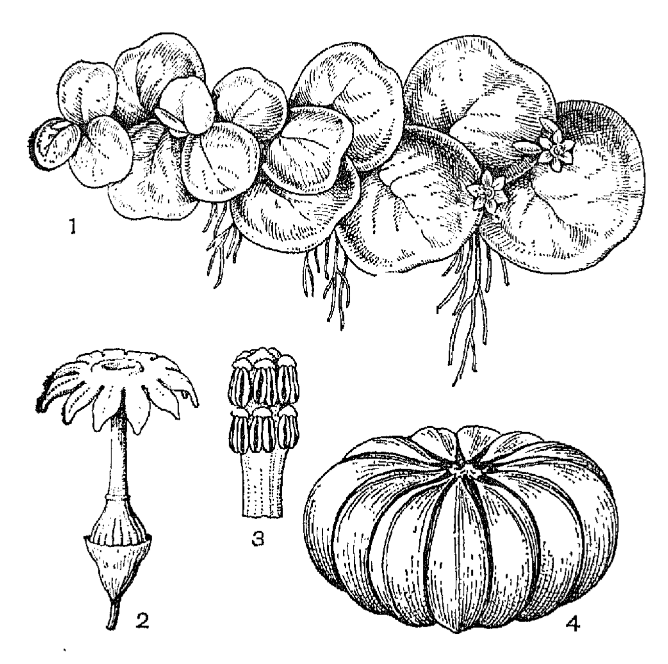



Рис. 73. Молочайные.

Филлантус пловучий (Phyllanthus fluitans): 1 — общий вид растения. Хура взрывающаяся (Hura crepitans): 2 — женский цветок; 3 — андроцей; 4 — плод-регма.

эрикоидный облик. Это также многочисленные кустарники и более знакомые читателю многолетние и однолетние травы. Однако трав среди молочайных значительно меньше, чем деревьев и кустарников. Есть среди молочайных также лианы и водные растения. Наиболее богат жизненными формами самый большой в семействе (насчитывающий около 2000 видов) и самый широко распространенный по Земле род *молочай* (Euphorbia).

У видов семейства обычно очередные листья, иногда супротивные или мутовчатые, простые или реже сложные, с перистым или пальчатым жилкованием, большей частью с прилистниками, иногда превращенными в волоски, желёзки или колючки. Крайне разнообразен и тип устьичного аппарата. Цветки у всех молочайных однополые (однодомные или двудомные). Околоцветник иногда бывает двойным, но чаще цветки безлепестные, а нередко и вовсе без околоцветника. Тычинок от 3 до 20, но их число может дойти до 400 или, наоборот, быть сведено к 1. Гинецей состоит обычно из 3 сросшихся плодолистиков, реже плодолистиков 4, или только 2, или же, напротив, много (до 25). Столбики свободные или у основания сросшиеся, часто 2-лопастные. Завязь обычно 3-гнездная, с двумя или с одним семязачатком в каждом гнезде. Семязачатки обычно снабжены так называемым обтуратором, представляющим собой вырост плаценты у основания семяножки, прикрывающий в виде шапочки микропиле. Обтуратор служит как бы мостом, облегчающим проникновение пыльцевой трубки в микропиле.

В семействе наблюдается разнообразие типов соцветий, однако все же можно заметить определенную тенденцию к крайней редукции и агрегации, которая приводит к образованию особого морфологически сложно построенного высокоспециализированного сложного соцветия — циатия (от греч. kyathos — чаша), выполняющего функцию отдельного обоеполого энтомофильного цветка. Циатий характерен для рода молочай и близких к нему родов. Он состоит из женского цветка (с редуцированным околоцветником или совершенно лишенным его, и тогда цветок становится как бы голым), окруженного 4 или часто 5 сильно редуцированными мужскими верхоцветными соцветиями, состоящими из 1—10 или больше цветков. Прицветнички мужских цветков хорошо выражены или более или менее редуцированы (иногда отсутствуют). Прицветники расположены против мужских соцветий и срастаются в колокольчатый или полушаровидный покров (бокальчик). Эти прицветники чередуются с 4—5 (редко меньше) цельными или лопастными желёзками (нектарниками), иногда снабженными лепестковидными придатками.

Плод — особый тип дробной коробочки, так называемая «регма» или «трескучка», при созревании распадающаяся на гнезда, с остающейся в центре колонкой. У южноамериканского тропического дерева *хуры взрывающейся* (Hura crepitans) крупные тыквовидные плоды (рис. 73), состоящие из 15 гнезд, при созревании с шумом растрескиваются, разбрасывая семена в стороны на 14—15 м. Это один из примеров эффективной автохории, когда растение само «заботится» о распространении своих семян. Однако у представителей семейства иногда встречаются и костянковидные плоды.

Семена молочайных с прямым или согнутым зародышем и обильным эндоспермом. У многих молочайных семена снабжены небольшим выростом, так называемой карункулой, которая возникает в результате разрастания ткани интегумента в области микропиле. Считают, что карункула способствует отделению семени от плаценты и, возможно, выбрасыванию семени. Кроме того, ткани карункулы богаты жирными маслами и служат хорошей приманкой для муравьев, в результате чего виды, чьи семена снабжены карункулой, являются, как правило, мирмекохорами, т. е. растениями, распространяемыми муравьями. Эффективному распространению семян семейства способствуют и птицы, как, например, у видов палеотропического рода *малотус* (Mallotus) или некоторых

видов рода молочай, а в распространении семян видов неотропического рода *педилантус* (Pedilanthus) активное участие принимают летучие мыши и птицы.

У большинства видов семейства имеется млечный сок. Анатомически резервуары, несущие млечный сок, очень разнообразны — это млечные трубки, клетки или мешки. Большинство молочайных снабжены нечленистыми млечниками, гигантскими многоядерными клетками, образующими разветвленные системы трубок, как у молочаев. Возникают они из одной клетки, которая в результате продолжительного роста развивается в трубчатые, нередко сильно разветвленные системы, пронизывающие все органы растения. У других же представителей семейства встречаются членистые млечники, например у видов рода *гевея* (Hevea) и *маниок* (Manihot). Членистые млечники развиваются в обширные трубчатые структуры не за счет роста отдельных клеток, а путем вовлечения в эти структуры близлежащих клеток. В местах, где млечные сосуды лежат рядом, их общая клеточная стенка частично разрушается. Если эти сосуды удалены друг от друга, то находящиеся между ними клетки превращаются в млечные клетки или же от имеющихся сосудов отходят латеральные выросты, которые сливаются с выростами, образуемыми соседним млечным сосудом. В результате образуется анастомозирующая, сильно разветвленная, единая система млечников. Млечный сок содержит различные вещества, либо растворенные, либо находящиеся во взвешенном состоянии. Это протеины, сахара, аминокислоты, стерины, эфирные масла, сапонины, каучук, смолы и т. п. Латекс отдельных молочаев богат витамином $B_1$. Некоторые растения содержат в млечниках крахмальные зерна, которые у отдельных молочаев могут достигать очень крупных размеров и имеют различную форму (шарики, палочки, гантели). Этот крахмал относят к «сберегаемому крахмалу», который растение не использует даже в стадии голодания.

Химизм веществ, входящих в состав растений семейства, чрезвычайно разнообразен. В них обнаружены и полифенолы, и эфирные масла, и алкалоиды, и терпеновые смолы, и сапонины, и глюкозиды, и даже сенфольглюкозид (глюкозид горчичного масла). Благодаря такому химическому разнообразию растения семейства находят разностороннее применение в медицине и технике.

Семейство молочайные обычно подразделяется на два подсемейства — филлантовые (Phyllanthoideae) и молочайные (Euphorbioideae). У представителей подсемейства филлантовые в каждом гнезде завязи по два семязачатка, а млечный сок отсутствует. У представителей же более специализированного подсемейства молочайных в каждом гнезде завязи только по одному семязачатку и часто имеются млечники. Кроме того, у филлантовых семена лишь редко бывают снабжены карункулой, в то время как у молочайных семена часто с карункулой. Имеются и некоторые другие различия. Оба эти подсемейства довольно разнородны, и поэтому в 1975 г. американский ботаник Г. Уэбстер предложил разделить филлантовые на два самостоятельных подсемейства (Phyllanthoideae и Oldfieldioideae), а молочайные на три подсемейства (Acalyphoideae, Crotonoideae и Euphorbioideae). Вопрос о расчленении семейства на подсемейства нельзя, однако, считать вполне решенным, и поэтому мы предпочитаем придерживаться традиционного деления на два подсемейства, предложенного еще в прошлом веке немецким ботаником Ф. Паксом.

Одним из наиболее известных представителей подсемейства филлантовые является род *андрахна* (Andrachne), насчитывающий около 35 видов, распространенных на островах Зеленого Мыса, в Сомали, на острове Сокотра, в Средиземноморье, в Крыму, на Кавказе, в Иране, Средней Азии, от Западных Гималаев до Северного Китая, Филиппин и Малайского архипелага, в Северной и Восточной Австралии, в Северной Америке и по одному виду на Кубе и в Перу. Род этот не вполне однороден, и некоторые систематики часть видов (около 15) выделяют в отдельный род *лептопус* (Leptopus), к которому относят также западнозакавказский реликтовый вид *андрахна колхидская* (A. colchica, или L. colchicus). Виды рода андрахна — кустарнички или многолетние травы с тонкими, цельными, часто мелкими листьями и цветками с более или менее развитыми лепестками, которые, однако, бывают часто редуцированы или почти отсутствуют. Плод андрахны — коробочка. Широкий и разорванный ареал рода андрахна представляет большой интерес для ботанической географии.

Другой не менее известный представитель подсемейства — род *секуринега* (Securinega) — включает около 20 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях. Виды секуринеги — кустарники с обычно цельными листьями и двудомными цветками. Плод — коробочка, иногда слегка мясистая. К этому роду относится лекарственное растение *секуринега полукустарниковая* (S. suffruticosa), произрастающая в Нерчинской Даурии, на Дальнем Востоке по реке Амуру и его притокам, в Маньчжурии, на Корейском полуострове, на юге Японии, на островах Рюкю (Нансей) и на острове Тайвань. В листьях и частично

в других частях секуринеги полукустарниковой содержится алкалоид секуринин, который оказывает возбуждающее действие на центральную нервную систему, подобно стрихнину, но слабее и менее токсично.

Самый большой род этого подсемейства — *филлантус* (Phyllanthus), насчитывающий около 750 видов и распространенный в тропических, субтропических и отчасти умеренных областях, главным образом в Старом Свете. На севере виды филлантуса достигают Уссурийского края, Японии и юго-восточных районов США. В пределах рода филлантус встречается довольно большое разнообразие жизненных форм. Это деревья, кустарники и травы с безлепестными цветками. Веточки некоторых видов превращены в плоские филлокладии, а листья — в чешуйки. Цветки развиваются по краям филлокладиев. Интересно также, что южноамериканский *филлантус плавучий* (P. fluitans, рис. 73) представляет собой свободно плавающее водное растение, внешне напоминающее водный папоротник сальвинию. Некоторые виды филлантуса имеют практическое значение. Наибольшей известностью пользуются серые миробаланы — плоды тропического азиатского вида *филлантус эмблика* (P. emblica), культивируемого в тропиках Старого и Нового Света. Богатые витамином С плоды этого вида используют в производстве мармелада. Ради плодов культивируют также *филлантус кислый* (P. acidus).

Среди представителей подсемейства филлантовые имеются и другие важные для человека растения. Так, некоторые виды рода *бриделия* (Bridelia) являются кормовыми деревьями африканского шелкопряда (видов рода Anapha). Плоды видов рода *антидесма* (Antidesma) используют для приготовления джемов и потребления в сыром виде. *Олдфилдия африканская* (Oldfieldia africana) — великолепное дерево западноафриканского дождевого леса — используют в кораблестроении, оно служит предметом экспорта. Бумеранги и метательные орудия коренных жителей Австралии изготавливают из древесины эндемичной *диссилиарии* (Dissiliaria balghioides).

Подсемейство молочайные — самое большое в семействе. В нем насчитывают более 200 родов, распределяемых в 10—12 триб.

Одним из наиболее известных представителей этого подсемейства является большой (до 750 видов) род *кротон* (Croton), широко распространенный в тропических и субтропических областях земного шара. Виды кротона — травы, кустарники или деревья часто с окрашенным или смолистым соком, но без млечного латекса. *Кротон слабительный* (C. tiglium) — невысокие вечнозеленые деревья или кустарники — растет в Южной и Юго-Восточной Азии и культивируется во многих странах. Он известен тем, что семена его содержат кротоновое масло, обладающее сильно выраженными слабительными свойствами. Другие виды рода кротон (*кротон элютерия* — C. eluteria и *кротон каскарильный* — C. cascarilla) — поставщики каскарильной коры — ароматического продукта, использующегося в производстве ликеров. Американские тропические виды кротона (*кротон драконовый* — C. draco и *кротон колючеплодный* — C. echinocarpus) обладают окрашенной в красный цвет и затвердевающей на воздухе смолой, называемой драконовой кровью. Эта смола находит широкое применение при изготовлении лаков.

Своеобразны виды рода *каперония* (Caperonia, около 40 видов). Это небольшие кустарники, распространенные в тропической Америке и Африке и произрастающие на болотах. Толстый аэренхимный слой паренхимы, окружающий нижнюю половину побегов, является как бы резервуаром для кислорода, необходимого для развития подземных органов растения.

Около 12 видов рода *хрозофора* (Chrozophora) населяют засушливые районы Средиземноморья и тропической Африки до Средней Азии и Северо-Западной Индии. Эти травянистые растения с густым волосистым опушением содержат в незначительных количествах красящее вещество турнезол, дающее аналогичную с лакмусом реакцию на щелочную или кислую среду.

Особенно ценными в хозяйственном отношении являются виды рода *тунг*, или *масляного дерева* (Aleurites),— декоративные листопадные деревья с костянковидными плодами, распространенные в тропических и субтропических областях Азии. Из семян тунга добывают очень ценное в техническом отношении быстро высыхающее тунговое масло, применяемое в производстве высококачественных эмалей, лаков и красок. Лучшее тунговое масло получают из семян *тунга Форда* (A. fordii), произрастающего в Китае и культивируемого во многих странах.

На Черноморском побережье Кавказа первые опыты интродукции тунга, а именно *тунга сердцевидного* (A. cordata, табл. 20), были сделаны еще в прошлом столетии. Сейчас там культивируют оба эти вида. Из семян *молуккского дерева*, или *лумбанга* (A. moluccana), получают очень вкусное съедобное масло. Кроме того, это масло используют как горючее (бездымное) и смазочное, на производство свечей и мыла. Семена растения настолько богаты маслом (60%), что, нанизанные на лучинку, горят как свечи: с этой целью их использует местное население Малайского архипелага.

Лумбанга — автотетраплоидный вид и известен только в культуре.

Среди представителей подсемейства имеются и наиболее важные каучуконосные растения земного шара. Это виды небольшого (10 видов) рода *гевея* (Hevea) — типичные представители южноамериканских тропических дождевых лесов. Содержание каучука в млечном соке у *гевеи бразильской* (H. brasiliensis), каучукового дерева бассейна Амазонки, достигает 40—50%. Каучук, добываемый из этого растения, составляет 90—92% мирового производства натурального каучука. В настоящее время гевея бразильская широко культивируется в тропической Азии (остров Шри-Ланка, полуостров Малакка, Малайский архипелаг). Имеются большие плантации гевеи бразильской и в некоторых африканских странах, например в Нигерии. Гевея бразильская произошла в результате амфидиплоидизации от каких-то двух неизвестных диплоидных видов. В Бразилии, Перу и Боливии как каучуконосное растение культивируется также *гевея Бентама* (H. benthamiana).

С биологической точки зрения интересны виды (около 280 видов) палеотропического рода *макаранга* (Macaranga), многие представители которого являются мирмекофильными растениями. В полых набухших междоузлиях этих растений или в дуплистых пространствах, образующихся при отмирании и опадении прилистников, поселяются муравьи. В основании прилистников и на нижней стороне молодых листьев расположены богатые маслами желёзки, которые являются хорошим кормом для личинок муравьев. Растения дают приют и пищу муравьям, а муравьи, в свою очередь, как показали специальные наблюдения, защищают деревья от нападения гусениц и участвуют в опылении растений.

Интересен род *пролесник* (Mercurialis), включающий 8 видов, произрастающих в Средиземноморье и в умеренных и субтропических областях Евразии до Японии, Тайваня и Таиланда. Это однолетние или многолетние травы без млечного сока, с супротивными листьями и безлепестными двудомными цветками, с гинецеем, состоящим обычно из 2 (редко из 3) плодолистиков. Они встречаются в широколиственных лесах и кустарниках. Хотя пролесник— растение преимущественно ветроопыляемое, но его иногда посещают насекомые. В истории ботаники пролесник известен тем, что он был одним из первых объектов опытов Р. Камерариуса в 1691 г. по доказательству существования пола у растений. Почти все части пролесника (главным образом стебли и листья) ядовиты. Известны случаи тяжелых отравлений *пролесником многолетним* (M. perennis) и *пролесником однолетним* (M. annua) крупного рогатого скота, которые приводили к гибели животных.

Род *акалифа* (Acalypha) с более 400 видами, распространенными в тропических и субтропических странах, главным образом в Америке, представлен травами, кустарниками и редко деревьями и характеризуется своими более или менее удлиненными и червеобразными пыльниками. Некоторые виды акалифы относятся к числу наиболее популярных декоративных растений тропических стран (табл. 20).

Одним из наиболее ценных технических и лекарственных растений является *клещевина обыкновенная* (Ricinus communis) — древесное растение тропической Африки и Азии, широко культивируемое во всех районах умеренного пояса земного шара как однолетняя культура. Из семян этого растения получают невысыхающее техническое масло, находящее широкое применение в промышленности, а также в медицине: с древнейших времен масло клещевины известно как хорошее слабительное. Находит применение и как горючее.

Клещевина обыкновенная — очень декоративное растение, особенно это относится к формам с пестро окрашенными листьями. Как и виды пролесника, виды клещевины преимущественно ветроопыляемые растения.

Одним из наиболее известных декоративных молочайных является *кодиеум пестролистный* (Codiaeum variegatum, табл. 20), широко культивируемый как в тропических (в открытом грунте), так и в умеренных и холодных странах (как комнатное растение). Имеется большое число сортов, различающихся главным образом пестрой, разноцветной окраской листьев. В роде кодиеум около 15 видов, распространенных в Малезии, Полинезии и Северной Австралии.

Широко известен род маниок (Manihot, около 160 видов), распространенный в тропической Америке (главным образом в Бразилии) и отчасти в Мексике, 2 или 3 вида заходят в США. Травы или кустарники, редко деревья с млечным соком и часто с клубневидно утолщенными корнями. Листья очередные, большей частью пальчатолопастные, цветки однодомные, плод— коробочка. В млечном соке *маниока глациова*, или *манисота* (M. glaziovii),— невысоком дереве засушливых районов Бразилии — содержится каучук. Однако качество его из-за большого процента в нем смол оценивается невысоко, и в настоящее время он не играет никакой роли в мировом хозяйстве. Очень важным в хозяйственном отношении является быстро растущий кустарник (высотой до 3 м) *маниок съедобный*, или *кассава* (M. esculenta),— важное пищевое растение тропиков. Из крупных

Рис. 74. Молочайные.

Молочай венчиконосный (Euphorbia corollata): *1* — верхняя часть цветущего стебля; *2* — циатий; *3* — циатий (обертка удалена); *4* — плод; *5* — мужской цветок с реснитчатым прицветничком; *6* — колонка плода. Молочай изменчивый (E. commutata): *7* — циатий (вид сверху).

клубневидно вздутых корней этого растения, достигающих в длину 1 м и имеющих массу до 15 кг, получают питательную муку и крупу из крахмала (тапиока, или маниоковое саго). Кассаву широко культивируют в Южной и Центральной Америке, в Африке, а также в Азии, особенно в Индонезии.

Виды небольшого (2—3 вида) рода *гиппомане* (Hippomane), произрастающие главным образом по побережью островов Карибского моря и в прибрежных районах Карибской флористической области, имеют многогнездные костянковидные плоды и ядовитый латекс. В распространении этих растений играют большую роль летучие мыши. Плоды этого рода хорошо сохраняются в морской воде и волнами разносятся на далекие расстояния. *Манцинелловое дерево* (H. mancinella) содержит очень ядовитый млечный сок, используемый для отравления стрел. Опасен также млечный сок *агаллохового дерева* (Excoecaria agallocha), произрастающего в береговых мангровых зарослях от Индии до островов Фиджи. При надрезах млечный сок сильной струей вытекает из коры и, попадая на слизистые оболочки глаз, вызывает сильнейшее воспаление, часто кончающееся полной слепотой.

Род *сапиум* (Sapium), насчитывающий более 100 видов, широко представлен в тропических и субтропических странах, главным образом в Америке. Деревья или кустарники обычно с обильным млечным соком. Среди видов этого рода известны каучуконосы (американские виды). Семена так называемого *сального дерева* (Sapium sebiferum), произрастающего в Восточной Азии от Центрального Китая до острова Тайвань, покрыты слоем тугоплавкого жира, похожего на воск. Из налета на семенах получают так называемое китайское растительное сало, находящее применение в различных технических целях, в первую очередь при изготовлении свечей и мыла. Масло, получаемое из прессованных семян, идет на изготовление лаков, красок и на освещение. Из листьев добывают черную краску. На Черноморском побережье Грузии сальное дерево выращивают как декоративное растение.

Самым известным родом этого подсемейства является род *молочай* (Euphorbia, табл. 20) — наиболее обширный в семействе и один из крупнейших родов цветковых растений. В нем насчитывают до 2000 видов, широко распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях земного шара. По богатству жизненных форм молочай превосходит все остальные роды молочайных. Среди видов молочая можно встретить как низкорослые деревья и колючие кустарники, так и стеблевые суккуленты, а также многолетние и однолетние травы. Тем не менее в роде наблюдается удивительное однообразие в структуре соцветия — циатия (рис. 74). Стеблевые суккуленты рода, распространенные в основном в засушливых областях Африки, являются там ландшафтными растениями. Пустыни Намиб, Карру изобилуют различными молочаями — низкорослые колоннообразные деревья и довольно крупные кустарники с тонкими побегами и низкорослые многолетники с часто довольно крупными подземными органами, запасающими воду, благодаря которым растения переносят длительные периоды засухи. Внешне эти молочаи похожи на кактусы. Это один из классических примеров конвергенции.

Большинство видов рода — энтомофильные растения, опылителями их большей частью являются мухи, маленькие пчелы, тараканы, хотя и в этом случае не обходится без исключения. Некоторые виды имеют обоеполые, явно протогиничные циатии. Необыкновенно декоративный *молочай красивейший*, или *пуансетия* (E. pulcherrima), кустарник высотой до 1,5 м, произрастающий в тропических листопадных лесах Тихоокеанского побережья Мексики, широко культивируется в тропиках, а также в оранжереях. Ярко-красные или оранжевые верхушечные листья наподобие венца окружают циатии, нектарные желёзки которых вырабатывают богатый глюкозой и фруктозой нектар,

привлекающий птиц, которые являются главными опылителями пуансеттий. Среди молочаев имеются и другие декоративные виды, в том числе целый ряд суккулентных молочаев. Среди травянистых видов много рудеральных и сорных растений. Некоторые молочаи являются злостными сорняками, и борьба с ними требует много усилий. Все виды рода имеют млечный сок. Многие молочаи содержат в млечном соке каучук, но в незначительных количествах и с большим процентом содержания смолы, благодаря чему молочаи не представляют интереса как каучуконосы, исключая *молочай интизи* (E. intisy) — кустарник или невысокое дерево из Мадагаскара, в млечном соке которого содержится каучук высокого качества. Млечный сок многих тропических и субтропических видов используют в парфюмерии и для других целей. Смолы содержат ядовитые вещества, такие, как эуфорбин. Поэтому почти все виды рода ядовиты. Отравления молочаями очень тяжелые и вызывают ожоги, долго не заживающие язвы, сильное воспаление слизистых оболочек глаз, губ и носа, нарушение функций желудочно-кишечного тракта с одновременным нарушением нервной регуляции. Сорные виды пастбищ опасны для скота не столько на пастбищах, где животные избегают эти растения, сколько в сене.

## СЕМЕЙСТВО ДИХАПЕТАЛОВЫЕ (DICHAPETALACEAE)

Исключительно пантропическое семейство, представители которого населяют преимущественно дождевые леса Центральной и Западной Африки, Южной Америки и тропической Азии. Представлено 4 родами со 150 видами. Все родовое многообразие семейства сосредоточено в тропических влажных лесах Южной Америки, где произрастают виды всех 4 родов, но наибольшее видовое многообразие одного из самых больших родов семейства — *дихапеталум* (Dichapetalum) — наблюдается в тропических областях Африки, здесь встречаются около 100 видов этого рода (до недавнего времени для Африки насчитывали 220 видов дихапеталума). Все виды этого семейства древесные: невысокие деревца, кустарники, чаще лиановидные кустарники и очень редко — высокие деревья, до 30 м, как некоторые виды *тапура* (Tapura), или *гонипеталума* (Gonypetalum). Виды рода дихапеталум чаще всего произрастают в нижнем ярусе дождевого леса в виде небольших кустарников или невысоких деревцев, но на участках с достаточным количеством света ветви небольших кустарников дихапеталума начинают быстро расти в стройные, длинные, лиановидные, часто свисающие ветви, достигающие в длину иногда 100 м (обычно 50 м) при наибольшем диаметре ствола 12 см (чаще диаметр взрослой лианы не превышает 6 см). В литературе есть указания, что лиановидная форма роста в роде дихапеталум отражает как бы конечную стадию развития растения; кустарниковая форма роста в роде является самой обычной и наиболее распространенной. В зарослях же очень часто можно встретить одновременно различные формы роста представителей одного вида — и лианы, и кустарники.

Листья очередные, цельные, перистонервные. Молодые листья, как и стебель, рыхло опушенные одноклеточными волосками. Листья видов дихапеталума обычно железистые, с желёзками, расположенными чаще на нижней поверхности пластинки, ближе к ее основанию и вдоль центральной жилки. У многих видов эти желёзки нектароносные, но выделяют нектар только желёзки на молодых листьях, на старых листьях они обычно не функционируют.

Цветки мелкие, невзрачные, в верхоцветных пазушных соцветиях, иногда эпифилльные, актиноморфные или слегка зигоморфные, обычно 5-членные, редко 4- или 6-членные, обоеполые или редко однополые и двудомные, что отмечается главным образом для видов дихапеталума из Южной Америки и тропической Азии. Все виды дихапеталума Южной Африки морфологически обоеполые, но, как показывают наблюдения, некоторые виды функционально ведут себя как однополые и при изобильном цветении у таких растений образуется незначительное количество плодов. Некоторые виды дихапеталума обладают приятным запахом, который заметен ранним утром или ночью. У этих видов открывшиеся цветки как бы прикрыты молодыми листьями, на внутренней стороне которых расположены нектарные желёзки, в то время как молодые листья стерильных пазух обычно таких желёзок не имеют. Чашелистики и лепестки свободные или сросшиеся. Тычинок 5, редко 4, иногда приросших нитями к венчику; пыльники 2-гнездные, вскрывающиеся продольно. Подпестичные желёзки супротивны лепесткам, свободные или сросшиеся. Гинецей из 2—3, редко 4 плодолистиков, большей частью с простым, на верхушке лопастным столбиком; завязь от верхней до вполне нижней с 2 висячими семязачатками в каждом гнезде.

О биологии цветения и об опылении видов семейства известно очень мало. Считают, что виды семейства насекомоопыляемые, хотя никто никогда не отмечал посещение цветков насекомыми, во всяком случае днем. Возможно, цветки посещаются насекомыми ночью или ранним утром, когда, как отмечалось выше, цветки некоторых видов дихапеталума аромат-

ны. Очень возможно в опылении принимают участие муравьи, которых привлекают к открывшимся цветкам нектарные желёзки, расположенные на листьях.

Виды рода дихапеталум солнцелюбивы и на участках, достаточно освещенных, цветение особенно обильно.

Плод обычно костянка с 1- или 2-гнездной косточкой. Семена с крупным зародышем и без эндосперма, снабжены небольшим выростом, так называемым присемянником или карункулой.

По форме плоды бывают округлыми, эллиптическими или продолговатыми, обычно желтого или оранжевого цвета; снаружи почти всегда опушенные. Опушение плодов отдельных видов дихапеталума состоит из тонких, игольчатых, легко опадающих, при прикосновении к ним сильно раздражающих кожу волосков. Мезокарпий некоторых видов дихапеталума сочный, и у таких видов плоды съедобные: *дихапеталум съедобный* (D. edula), *дихапеталум цимозный* (D. cymosum), *дихапеталум нитестебельчатый* (D. filicaule), *дихапеталум мадагаскарский* (D. madagascariense). Плоды таких видов растаскивают животные и птицы. Так, отмечено, что плоды *дихапеталума цельнолепесткового* (D. integripetalum) поедают шимпанзе, плоды *дихапеталума момбутского* (D. mombuttense) — маленькие антилопы. Плоды, опушенные раздражающими волосками, растрескиваясь при созревании, привлекают птиц яркой блестящей мякотью мезокарпия.

Некоторые виды дихапеталума очень ядовиты. В молодых листьях некоторых видов (*дихапеталум цимозный* — D. cymosum) обнаружены очень редкие в растительном мире соединения фторуксусной кислоты. Подобные же соединения обнаружены и в семенах *дихапеталума ядовитого* (D. toxicorum). Отравления этими растениями бывают очень тяжелыми, так как приводят к серьезным расстройствам обменных процессов в организме. Большую опасность эти растения приобретают на пастбищах, где их молодые листья легко поедают животные.

## ПОРЯДОК ВОЛЧНИКОВЫЕ (THYMELAEALES)

### СЕМЕЙСТВО ВОЛЧНИКОВЫЕ (THYMELAEACEAE)

Представители семейства волчниковых (около 50 родов и свыше 750 видов) широко распространены почти по всему земному шару, за исключением полярных областей. Волчниковых можно встретить в самых различных условиях обитания — от тропических дождевых лесов Малезии до пустынь Азии. Преобладающее большинство волчниковых является кустарниками. Одним из типичных представителей является листопадный кустарник *волчник* (*волчеягодник*) *обыкновенный* (Daphne mezereum, табл. 21), широко распространенный у нас в европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири. Но среди волчниковых есть и деревья, обычно небольшие. В тропических лесах встречаются древесные лианы, иногда довольно крупные. Лиана *линостома малоцветковая* (Linostoma pauciflora) в Юго-Восточной Азии достигает в высоту 24 м. В то же время в семействе есть эрикоидные кустарники и полукустарники, особенно характерные для Южной Африки. В южном полушарии, особенно в Голантарктическом царстве, широко распространены виды рода *драпетес* (Drapetes), образующие часто плотные подушки, напоминающие скорее мхи, чем цветковые растения. Наконец, есть среди волчниковых и травы, в том числе однолетние, как, например, широко распространенная от Средиземноморья до Сибири и Средней Азии *тимелея* (Thymelaea passerina) и род *диартрон*, или *двучленник* (Diarthron), распространенный от Малой Азии до Северного Китая и Корейского полуострова.

Листья у волчниковых очередные или реже супротивные, цельные, цельнокрайние, очень часто овально-яйцевидной формы, иногда кожистые. У эрикоидных родов листья небольшие, узкие, с коротким черешком или сидячие, часто опушенные.

Цветки обычно собраны в верхушечные или пазушные бокоцветные соцветия (обычно кистевидные, колосовидные или головчатые), иногда одиночные. Многим представителям волчниковых свойственна каулифлория, например у видов волчника (Daphne) и *аквиларии* (Aquilaria). Необычное зрелище представляют собой во время цветения некоторые виды тропического рода *фалерия* (Phaleria), на стволах которых почти по всей их длине расположены крупные подушкообразные (головчатые или щитковидные) соцветия белых цветков. Своеобразно выглядят головчатые соцветия у видов тропического рода *пимелея* (Pimelea), окруженные оберткой из прицветников, напоминающей по форме кулек. Цветки у волчниковых чаще всего обоеполые, актиноморфные или редко зигоморфные, обычно 5—4-членные. Околоцветник обычно трубчатый, образованный сросшимися лепестковидными чашелистиками, окрашенными обычно в белый, сиреневый или

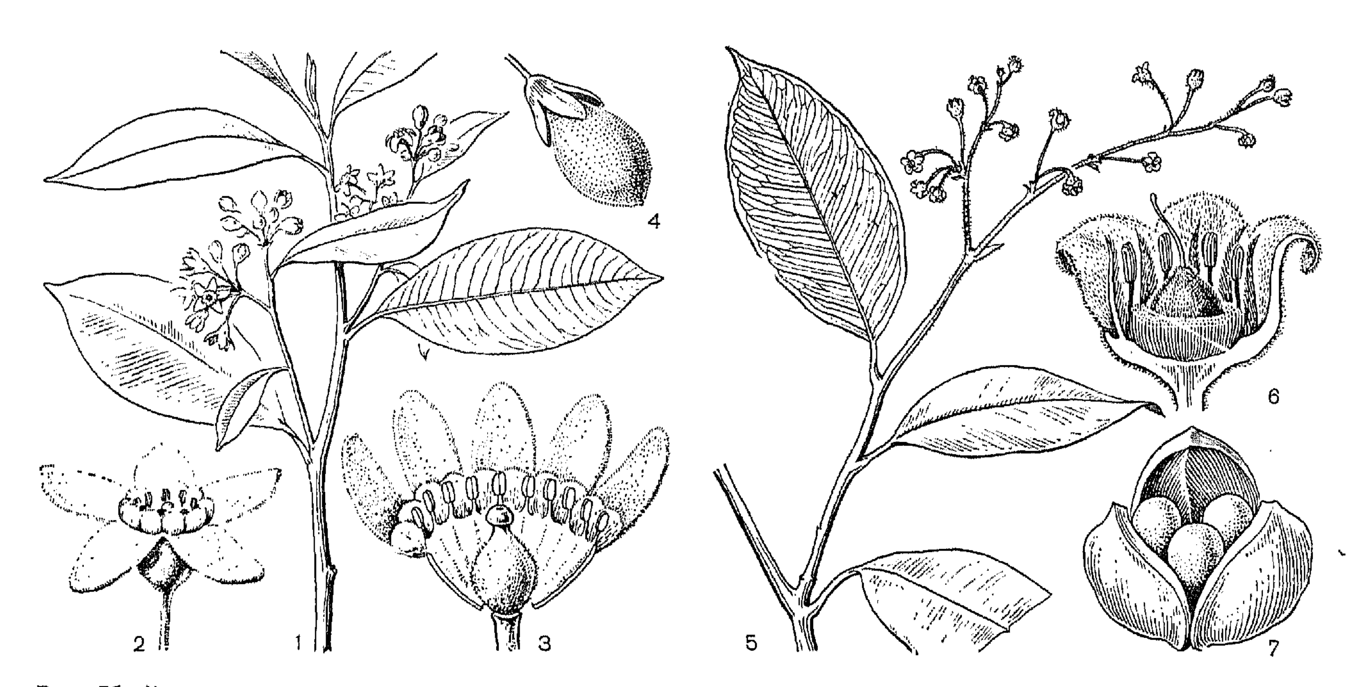



Рис. 75. Волчниковые.

Аквилария китайская (Aquilaria sinensis): *1* — ветвь с цветками; *2* — цветок; *3* — цветок в разрезе; *4* — плод. Гонистилис банканский (Gonystylis bancanus): *5* — ветвь; *6* — разрез цветка; *7* — раскрывшийся плод.

желтый цвет. Трубка чашеобразная, колокольчатая или цилиндрическая, с отогнутыми лопастями. У зева чашечки или редко несколько ниже обычно имеются чешуевидные или иногда лепестковидные придатки разной формы. Эти придатки обычно рассматривают как редуцированные лепестки, хотя некоторые ботаники, основываясь на анатомических данных, считают их скорее выростами трубки чашечки. Тычинки в одинаковом числе с чашелистиками или чаще их вдвое больше, редко тычинок много, а у рода пимелея только 2, иногда даже 1; нити короткие, полностью или частично приросшие к трубке околоцветника под придатками (при наличии последних). У большинства волчников в цветке имеется нектарный диск. Гинецей из 12—2 плодолистиков; столбик длинный, короткий или отсутствует; завязь верхняя, 2—5 (12)-гнездная или чаще 1-гнездная, с 1 висячим семязачатком в каждом гнезде. Характерно наличие обтуратора, возникающего из удлиненных и растущих вниз клеток основания столбика и способствующего прохождению пыльцевой трубки. Плод — локулицидная коробочка или чаще нераскрывающийся, сухой или сочный. Семена обычно со скудным или редко обильным эндоспермом, иногда без эндосперма (некоторые виды фалерии — Phaleria).

Почти все волчниковые — энтомофильные растения. Так, розово-красные цветки волчника обыкновенного, появляющиеся весной, привлекают много насекомых (особенно пчел, реже наездников и бабочек) нектаром, выделяющимся основанием завязи. Хоботок насекомого, проникающего к нектару, сначала касается пыльников, расположенных в два ряда при входе в трубку околоцветника, однако пыльца к этому хоботку еще не прилипает, так как клейкостью она не обладает. Затем хоботок соприкасается с рыльцем, расположенным значительно ниже, и наконец с нектаром. От нектара хоботок становится липким, и, когда насекомое вытаскивает его из цветка, задевая снова пыльники, он покрывается пыльцой, которая затем переносится на другой цветок. При отсутствии опылителей пыльца может падать прямо на рыльце, вызывая самоопыление. Но вообще для волчниковых характерна протогиния, препятствующая самоопылению. Для некоторых волчниковых характерен диморфизм или триморфизм цветков. У южноафриканского рода *пассерина* (Passerina) цветки анемофильные.

Способы распространения плодов и семян волчниковых самые различные. У большинства волчниковых наблюдается эндозоохория. Ягодообразные и костянковидные плоды волчниковых распространяют птицы. Так, ярко-красные, но нередко черные, а иногда белые плоды видов волчника привлекают зарянку, дроздов и других птиц. Но у более примитивных родов

волчниковых плоды вскрывающиеся и, следовательно, распространяются другими способами. Интересно, что К. К. Зажурило (1936) нашел в околоплоднике *волчника алтайского* (Daphne altaica) рудименты вскрывающего механизма, т. е. следы происхождения из коробочки. Сухие плоды, которые обычно очень легкие и иногда снабжены волосками, распространяются ветром.

Семейство волчниковых подразделяется на 3 (иногда 4) подсемейства, которые некоторыми ботаниками рассматриваются как самостоятельные семейства.

Подсемейство гонистиловые (Gonystyloideae, рис. 75). Деревья или редко кустарники обычно с прозрачно-точечными листьями. Интраксилярная флоэма отсутствует. Цветки обоеполые в рыхлых верхушечных или пазушных обычно метельчатых соцветиях. Чашечка более или менее глубоко лопастная, чашевидная или колокольчатая. Придатки чашечки (предполагаемые редуцированные лепестки) имеются, свободные или редко сросшиеся в кольцо. Тычинки свободные, пыльники более или менее подковообразной формы. Нектарный диск отсутствует. Гинецей из 8—2 плодолистиков, с длинным нитевидным столбиком и маленьким головчатым рыльцем. Плод — локулицидная коробочка или нераскрывающийся. Семена крупные, лишенные эндосперма, обычно с ариллусом. В подсемействе 3 рода, распространенных в Юго-Восточной Азии, на Соломоновых островах и островах Фиджи. Гонистиловые обитают преимущественно в тропических дождевых лесах.

Подсемейство аквилариевые (Aquilarioideae, см. рис. 75). Деревья. Интраксилярная флоэма имеется или реже отсутствует. Цветки обоеполые или редко двудомные. Чашелистики иногда свободные почти до основания (африкано-мадагаскарский род *октолепис* — Octolepis), но обычно сросшиеся в короткую колокольчатую или цилиндрическую трубку. Придатки чашечки имеются, чешуевидные, у основания сросшиеся в кольцо. Тычинки прикреплены под придатками чашечки, пыльники продолговатые. Нектарный диск отсутствует. Гинецей из 12—2 плодолистиков, обычно с очень коротким столбиком или без столбика; рыльце крупное. Плод — локулицидная коробочка. Семена с эндоспермом. В подсемействе 6 родов, распространенных в Палеотропическом царстве от тропической Африки до Новой Каледонии.

Подсемейство волчниковые (Thymelaeoideae). Деревья, кустарники, кустарнички или редко травы. Интраксилярная флоэма обычно имеется. Цветки обоеполые, полигамные или двудомные, в колосьях, кистях или головках, в последнем случае обычно имеется обертка из прицветников. Нектарный диск кольцеобразный, чешуевидный, из 4—5 чешуек или отсутствует. Гинецей из 2 плодолистиков, по большей частью псевдомономерный, с 1 семязачатком; столбик длинный или короткий, с головчатым или почти дисковидным рыльцем. Плод нераскрывающийся, ореховидный, ягодообразный или костянковидный (с мясистым слоем, образованным разросшимся основанием трубки околоцветника). Семена с эндоспермом или без него. Это самое большое подсемейство, заключающее до 40 родов и около 600 видов. Оно широко распространено по земному шару, но главным образом в умеренных областях. Представители подсемейства особенно многочисленны в Южной Африке, Австралии, в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях.

Представители семейства волчниковых имеют прочный луб, который находит разнообразное применение в деревообрабатывающей и бумажной промышленности. Один из видов рода *гонистилис* (Gonystylis bancanus, рис. 75), растущий в болотистых лесах Юго-Восточной Азии, доставляет ценную древесину, известную под названием «рамин». С давних времен людям известны виды тропического рода аквиларии, распространенного от Индии и Южного Китая до Малайского архипелага. Из серебристого лыка этих деревьев получают волокно для изготовления веревок и тканей. Кроме того, многие виды аквиларии дают душистую древесину, которую используют для окуривания при различных церемониях на Востоке, а также применяют в парфюмерной промышленности. Участки тяжелой благоухающей темно-красной древесины находят только на старых больных деревьях. Сходным качеством обладает древесина некоторых видов *викстремии* (Wikstroemia), распространенных в Малезии. Местные жители используют также листья *викстремии яйцевидной* (W. ovata) и *викстремии Ридли* (W. ridleyi) как слабительное. К полезным растениям семейства волчниковых относится «бумажное дерево» — *эджвортия* (Edgeworthia), 3 вида которой произрастают от Гималаев до Японии. Для изготовления лучших сортов бумаги издавна использовали волокно луба китайской *эджвортии бумагоносной* (E. papyrifera), широко введенной в культуру (в СССР разводят как декоративное в Батуми и Адлере).

Для этой цели используют также *эджвортию войлочную* (E. tomentosa) родом из Гималаев и гор Кхаси (Северо-Восточная Индия). Для получения бумаги употребляют кору и других волчниковых, например гималайско-ассамской *викстремии седоватой* (W. canescens), видов

вест-индского рода *лагетта* (Lagetta), *волчника бумажного* (Daphne papyracea) из Гималаев, гор Кхаси и Манипура и некоторых других видов этого рода.

Род волчник представлен около 70 видами, распространенными в северном полушарии от Европы и Северной Африки на западе до Восточной и Юго-Восточной Азии, Австралии и островов Тихого океана на востоке. Многие виды цветут ранней весной и являются декоративными растениями. Волчник обыкновенный очень ядовитое растение. Химическими исследованиями установлено, что сильное раздражающее действие всех частей растения обусловлено содержанием в них смолы остро-жгучего вкуса, названной мезереином. За последние годы обнаружено, что виды волчника содержат кумариновые соединения разнообразного фармакологического действия. Они находятся в коре, корнях, плодах и других частях растений. Оказалось, что волчники и некоторые другие роды семейства перспективны для фармакологического использования.

Среди декоративных волчниковых следует упомянуть африканский *дикранолепис крупноцветковый* (Dicranolepis grandiflora). Это кустарник или маленькое деревце, высотой около 60 см с горизонтальными ветвями, продолговато-ромбическими острыми листьями и крупными белыми ароматными цветками. Из немногих представителей умеренных областей можно отметить небольшой (всего 2 вида) североамериканский род *дирка* (Dirca). Это красивые раннецветущие кустарники. У *дирки болотной* (D. palustris) соцветия почти сидячие; желтозеленые брактееподобные чешуи более заметны, чем расположенные внутри их по 2 и по 3 цветки. Плод красный, яйцевидный, тоже декоративен. Этот вид американцы называют «leatherwood» — кожаное дерево благодаря чрезвычайной гибкости веточек, которые можно завязывать в узлы.

# ПОДКЛАСС РОЗИДЫ (ROSIDAE)

Входящие в подкласс розид порядки очень различны по внешнему облику, строению цветка и анатомии вегетативных органов. Однако они объединяются общим происхождением и, как и остальные подклассы, розиды представляют естественный таксон, соответствующий одной из крупных филогенетических ветвей двудольных. Розиды имеют общее происхождение с современными диллениидами и, по всей вероятности, происходят от их древнейших представителей. Среди современных диллениид больше всего сходства с розидами обнаруживает семейство кроссосомовые, которое некоторые ботаники, как, например, Роберт Торн (1976), даже относят к порядку розовые. С другой стороны, некоторые наиболее примитивные представители порядков камнеломковые и розовые имеют немало общего с диллениевыми. Однако высшие представители розид, такие, как истодовые, крушиновые или санталовые, а тем более такие, как баланофоровые, уже ушли так далеко от исходных форм, что в них уже невозможно уловить что-либо общее с диллениидами. Тем не менее все эти столь различные группы растений более или менее тесно связаны промежуточными группами и составляют единую филогенетическую ветвь. В подклассе розиды 18 порядков, объединяемых в 6 надпорядков.

**Надпорядок 1. Розовые (Rosanae)**

**Порядок 1. Камнеломковые (Saxifragales).** Имеет, вероятно, общее происхождение с диллениевыми. Деревья, кустарники и травы. Листья очередные, супротивные или мутовчатые, простые или сложные, с прилистниками или без прилистников. Устьица аномоцитные или с побочными клетками. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки большей частью обоеполые, актиноморфные или редко слабозигоморфные, обычно с двойным околоцветником. Лепестки свободные или редко более или менее сросшиеся. Тычинки от многочисленных до нескольких. Пыльцевые зерна большей частью 3-бороздно-поровые. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный; завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Семязачатки обычно анатропные, битегмальные или унитегмальные, крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный или нуклеарный. Семена обычно с обильным эндоспермом и маленьким зародышем.

Семейства: брунеллиевые, кунониевые, эвкрифиевые, эскаллониевые, гортензиевые, роридуловые, питтоспоровые, библисовые, камнеломковые, толстянковые, цефалотовые, крыжовниковые, белозоровые, росянковые, гуннеровые и др.

**Порядок 2. Розовые, или розоцветные (Rosales).** Имеет общее происхождение с порядком камнеломковых. Деревья, кустарники или травы с очередными или супротивными, простыми или сложными листьями с прилистниками. Устьица аномоцитные или реже с побочными клет-

ками. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки обычно обоеполые, реже однополые, циклические, обычно 5-членные. Тычинки обычно многочисленные, реже в определенном числе. Оболочка пыльцевых зерен разных типов, чаще всего 3-бороздно-поровая. Гинецей апокарпный или реже синкарпный; завязь верхняя или нижняя. Семязачатки обычно многочисленные, большей частью анатропные, обычно битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плоды различного типа. Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Семейства: розовые, хризобалановые и неурадовые.

**Порядок 3. Бобовые (Fabales).** Близок к порядку камнеломковых, особенно к кунониевым и родственным семействам, и, вероятно, происходит от них. Деревья, кустарники, полукустарники и травы. Листья большей частью очередные, обычно сложные (перистосложные или реже пальчатосложные) или в результате упрощения вторичнопростые, в большинстве случаев с прилистниками. Устьица очень различного типа. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки обоеполые, актиноморфные или чаще зигоморфные, большей частью 5-членные. Чашелистики обычно более или менее сросшиеся. Лепестки свободные или 2 передних сросшихся у основания. Тычинок обычно 10, реже больше, свободных или сросшихся нитями в 1 или 2 пучка. Пыльцевые зерна одиночные или в тетрадах или полиадах; оболочка одиночных зерен обычно 3-бороздно-поровая. Гинецей апокарпный, обычно из 1 плодолистика, с 2 — многими семязачатками в каждом плодолистике. Семязачатки анатропные или кампилотропные, обычно битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод обычно боб. Семена с прямым большим зародышем и без эндосперма или с очень скудным эндоспермом.

Семейство бобовые.

**Порядок 4. Коннаровые (Connarales).** Имеет много общего с порядками камнеломковых, розовых и бобовых и, вероятно, общее происхождение с бобовыми. Кустарники или древесные лианы, редко небольшие деревья. Листья очередные, сложные, без прилистников. В различных частях имеются секреторные клетки или полости. У некоторых видов встречаются млечные трубки. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки мелкие, обычно обоеполые, редко двудомные, актиноморфные, обычно 5-членные. Чашелистики свободные или реже сросшиеся у основания, обычно остающиеся и становящиеся твердыми вокруг основания плода. Лепестки обычно свободные. Тычинок 10, реже 8, внутренний круг иногда превращен в стаминодии; нити свободные или у основания сросшиеся в короткую трубку. Пыльцевые зерна 3(4)-апертурные, бороздные или бороздно-поровые. Гинецей апокарпный, обычно из 5 плодолистиков, реже мономерный, очень редко из 3 плодолистиков, обычно с тонкими столбиками с головчатыми рыльцами, с 2 семязачатками в каждом плодолистике. Семязачатки гемианатропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плодики — листовки, реже бобы или орешки. Семена с обильным или скудным эндоспермом или без эндосперма, часто с базальным ариллусом.

Семейство коннаровые.

**Порядок 5. Подостемовые (Podostemales).** Близок к порядку камнеломковых, особенно к толстянковым, и, вероятно, произошел от предков типа толстянковых. Травы, часто ничтожной величины, растущие в быстро текущей воде. Вегетативные органы очень специализированы. Листья очередные, цельные или более или менее рассеченные. Первичный корень не развивается. В результате редукции ксилема лишена сосудов и представлена лишь немногими трахеидами, но иногда отсутствуют и трахеиды. Цветки очень мелкие, обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, безлепестные. Тычинки в 1 или нескольких кругах, иногда только 1 тычинка. Пыльцевые зерна в диадах или одиночные, 3-бороздно-поровые или редко многопоровые или безапертурные. Гинецей из 2 или 3 плодолистиков, со свободными или реже сросшимися у основания столбиками; завязь верхняя, с многочисленными или редко 2—4 семязачатками на толстых угловых плацентах. Семязачатки анатропные, битегмальные и тенуинуцеллятные. Эндосперм не развивается. Плод — коробочка, обычно с многочисленными семенами. Семена с сильно редуцированным внутренним строением, без эндосперма.

Семейство подостемовые.

**Порядок 6. Непентовые (Nepenthales).** Близок к порядку камнеломковых, особенно к семейству росянковые. Кустарники или полукустарники с очередными, простыми листьями с перистым жилкованием. Наряду с обычными плоскими и цельными листьями имеются ловчие кувшинчатые листья. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки мелкие, двудомные, актиноморфные, безлепестные. Чашелистиков обычно 4, редко 3. Тычинок 24—8, редко 6—4, с нитями, сросшимися в колонку. Пыль-

цевые зерна в тетрадах, с неясно выраженными апертурами. Гинецей из 4 или редко 3 плодолистиков; завязь верхняя, 4-гнездная или редко 3-гнездная, с многочисленными семязачатками; столбик отсутствует или очень короткий; рыльце дисковидное. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Плод — коробочка. Семена многочисленные, нитевидные, с мясистым эндоспермом.

Семейство пенеевые.

### Надпорядок 2. Миртовые (Myrtanae)

**Порядок 7. Миртовые (Myrtales).** По всей вероятности, произошел от примитивных древесных представителей порядка камнеломковых, скорее всего от предков типа кунониевых. Деревья, кустарники и травы с супротивными или реже очередными простыми и обычно цельными листьями, обычно лишенными прилистников. В стебле обычно имеется внутренняя (интраксилярная) флоэма, реже она отсутствует (ризофоровые, лецитисовые). Членики сосудов обычно с простой перфорацией, реже перфорация лестничная. Цветки обычно обоеполые, циклические, большей частью 4- или 5-членные, с более или менее развитой цветочной трубкой, актиноморфные или зигоморфные, иногда безлепестные. Пыльцевые зерна в большинстве случаев 3-бороздно-поровые. Гинецей ценокарпный, с полностью сросшимися столбиками; завязь верхняя, полунижняя или нижняя, от многогнездной до 1-гнездной, обычно с многочисленными семязачатками на угловых плацентах, реже с 1 или несколькими семязачатками. Семязачатки, как правило, анатропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или редко отсутствует (водяной орех). Семена обычно без эндосперма, реже со скудным или иногда обильным эндоспермом.

Семейства: дербенниковые, соннератиевые, гранатовые, меластомовые, миртовые, комбретовые, кипрейные, рогульниковые, сланоягодниковые, ризофоровые, лецитисовые и др.

### Надпорядок 3. Рутовые (Rutanae)

**Порядок 8. Рутовые (Rutales).** Происходит, вероятно, от древнейших представителей порядка камнеломковые. Деревья и кустарники, реже травы. Листья большей частью сложные (обычно перистые), реже простые, в большинстве случаев без прилистников. В вегетативных органах часто встречаются вместилища с эфирным маслом, бальзамом и смолой. Членики сосудов обычно с простой, реже с лестничной перфорацией. Цветки большей частью обоеполые, обычно с двойным околоцветником и 2 кругами тычинок. Пыльцевые зерна в большинстве случаев 3-бороздно-поровые. Гинецей иногда апокарпный (некоторые анакардиевые, симарубовые и рутовые), но в большинстве случаев ценокарпный. Очень характерно развитие интрастаминального или экстрастаминального кольцевидного или иногда чашевидного нектарного диска. Семязачатки обычно анатропные, большей частью битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Семейства: рутовые, симарубовые, парнолистниковые, нитрариевые, баланитовые, мелиевые, бурзеровые, анакардиевые и др.

**Порядок 9. Сапиндовые (Sapindales).** Близок к порядку рутовые и имеет общее с ним происхождение. Деревья, кустарники или травы. Листья большей частью сложные, обычно перистые, редко пальчатые, обычно лишенные прилистников. Членики сосудов большей частью с простой перфорацией. Цветки обоеполые или чаще однополые, обычно актиноморфные, большей частью с двойным околоцветником. Пыльцевые зерна в большинстве случаев 3-бороздно-поровые. Гинецей ценокарпный, редко апокарпный, обычно из 2—3 плодолистиков. Нектарный диск обычно развит, интрастаминальный или чаще экстрастаминальный. Семязачатки анатропные, обычно битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Семейства: клекачковые, сапиндовые, кленовые, конскокаштановые, бретшнейдеровые, сабиевые и др.

**Порядок 10. Гераниевые (Geraniales).** Обнаруживают ясно выраженные связи с порядком рутовые, особенно с семейством рутовые. Большей частью травы, реже кустарники и полукустарники, редко деревья. Листья в большинстве случаев простые, обычно перистонервные, очередные или супротивные, с прилистниками или без них. Членики сосудов обычно с простой перфорацией, реже перфорация лестничная. Цветки обычно обоеполые, 5-членные, актиноморфные или реже зигоморфные, обычно с двойным околоцветником. Тычинки обычно в 2 кругах, иногда в результате выпадения одного круга тычинок 5 (очень редко 4), реже, наоборот, тычинок много; нити свободные или сросшиеся у основания в кольцо или трубку. Пыльцевые зерна обычно 3-бороздно-поровые. Гинецей ценокарпный, из 5—3 плодолистиков, со свободными или более или менее сросшимися столбиками; завязь верхняя, обыч-

но 5—3-гнездная, большей частью с 2—1 семязачатком в каждом гнезде, редко семязачатки многочисленные (бальзаминовые), битегмальные или редко унитегмальные, крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или реже целлюлярный (бальзаминовые). Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Семейства: льновые, хумириевые, эритроксиловые, кисличные, гераниевые, бальзаминовые, капуциновые и др.

**Порядок 11. Истодовые (Polygalales).** Очень тесно связан с порядком гераниевые, особенно через семейство мальпигиевые, которое почти с равным основанием может быть включено в любой из этих двух порядков. Деревья, кустарники или травы, иногда древесные лианы, с очередными или реже супротивными или мутовчатыми простыми, обычно цельными листьями, обычно лишенными прилистников. Членики сосудов обычно с простой перфорацией. Цветки обоеполые, зигоморфные или реже актиноморфные, с двойным околоцветником. Тычинки в определенном числе, свободные или различным образом сросшиеся, иногда некоторые из них стерильные. Пыльцевые зерна обычно 3-бороздно-поровые или многобороздно-поровые. Гинецей ценокарпный, из 3—5 или реже 2 плодолистиков, со сросшимися столбиками; завязь обычно верхняя, с 1—2 или многими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семена с эндоспермом, иногда обильным, или без эндосперма.

Семейства: мальпигиевые, вохизиевые, истодовые и др.

### Надпорядок 4. Аралиевые (Aralianae)

**Порядок 12. Кизиловые (Cornales).** Происходит, вероятно, от каких-то древних древесных представителей порядка камнеломковых. Деревья или кустарники, редко полукустарники. Листья очередные или чаще супротивные, простые, цельные, цельнокрайние или иногда зубчатые, лишенные прилистников или очень редко с опадающими прилистниками. Членики сосудов с лестничной или реже простой перфорацией. Цветки мелкие, собранные в различного рода верхоцветные соцветия, обычно обоеполые, актиноморфные, циклические, 4-членные или реже 5-членные, обычно с 1 кругом тычинок. Доли чашечки обычно сильно редуцированы, редко полностью отсутствуют. Пыльцевые зерна обычно трехбороздно-поровые. Гинецей большей частью из 2 плодолистиков, редко плодолистиков больше (семейство давидиевые), с 1 семязачатком в каждом гнезде; завязь нижняя. Характерно наличие нектарного диска, отсутствующего только у семейства давидиевых. Семязачатки анатропные, унитегмальные и обычно крассинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный или реже нуклеарный. Плоды обычно костянковидные, реже ягоды (аукубовые и гризелиниевые). Семена обычно с обильным эндоспермом.

Семейства: давидиевые, ниссовые, алангиевые, кизиловые, аукубовые, гарриевые, мелапофилловые, гризелиниевые, торичеллиевые, хельвингиевые и др.

**Порядок 13. Аралиевые (Araliales).** Очень близок к порядку кизиловых. Деревья, кустарники или чаще травы с очередными или редко супротивными цельными или пальчато- или перисторасчлененными листьями, снабженными прилистниками или же с влагалищным основанием. В различных органах часто имеются вместилища эфирных масел и секреторные каналы. Членики сосудов обычно с простой перфорацией. Цветки обычно мелкие, в верхушечных или пазушных зонтиках, редко в кистях или колосьях, обычно обоеполые, актиноморфные (иногда краевые цветки в зонтиках зигоморфные), циклические, 5—4-членные, с 1 кругом тычинок. Характерна сильная редукция лопастей чашечки, связанная с возникновением нижней завязи. Пыльцевые зерна обычно 3-бороздно-поровые. Гинецей ценокарпный, большей частью из 2 плодолистиков с 1 висячим эпитропным семязачатком в каждом гнезде; столбики свободные или более или менее сросшиеся; завязь нижняя, редко полунижняя. Семязачатки унитегмальные, крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плоды ягодообразные или костянкообразные или представляют собой вислоплодник. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Семейства: аралиевые и зонтичные.

### Надпорядок 5. Бересклетовые (Celastranae)

**Порядок 14. Бересклетовые (Celastrales).** Происходит от порядка камнеломковых, вероятно, от общего предка эскаллониевых и гортензиевых. Деревья и кустарники, редко травы. Листья очередные или супротивные, простые и обычно цельные, с мелкими прилистниками или без прилистников. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки небольшие, зеленоватые или беловатые, обычно 4- или 5-членные, обоеполые или однополые, актиноморфные. Лепестки свободные или частично сросшиеся. Число

тычинок обычно равно числу лепестков, и они чередуются с ними. Обычно имеется хорошо развитый нектарный диск. Пыльцевые зерна обычно 3-бороздно-поровые. Гинецей ценокарпный, из 2—5 или больше плодолистиков; завязь верхняя или почти полунижняя. Семязачатки обычно анатропные, крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные. Эндосперм обычно нуклеарный. Семена обычно с эндоспермом.

Семейства: икациновые, падубовые, медузандровые, бересклетовые, сальвадоровые и др.

**Порядок 15. Санталовые (Santalales).** Наиболее близок к порядку бересклетовых и его наиболее примитивные представители очень близки примитивным семействам бересклетовых (особенно икациновым). Деревья, кустарники и травы, часто полупаразиты. Листья очередные или супротивные, простые, цельные, без прилистников или редко с опадающими прилистниками. Членики сосудов с простой перфорацией, реже перфорация лестничная. Цветки обычно мелкие, обоеполые или однополые, с двойным или чаще с простым околоцветником, обычно актиноморфные. Лепестки иногда более или менее сросшиеся. Нектарный диск интрастаминальный. Пыльцевые зерна обычно 3-апертурные, с апертурами разного типа, чаще всего 3-бороздно-поровые или 3-бороздные. Гинецей ценокарпный, обычно из 2—3 плодолистиков; завязь нижняя или полунижняя, реже верхняя. Семязачатки висячие, обычно унитегмальные или недифференцированные на нуцеллус и интегумент, часто не отграничены от плаценты и в большинстве случаев характеризуются ясно выраженным процессом редукции нуцеллуса. Эндосперм обычно целлюлярный, иногда гелобиальный. Семена с эндоспермом.

Семейства: олаксовые, санталовые, мизодендровые, ремнецветниковые, омеловые.

**Порядок 16. Баланофоровые (Balanophorales).** По всей вероятности, происходят от порядка санталовые. Мясистые бесхлорофилльные или почти бесхлорофилльные паразитные корневищные травы, живущие на корнях разных растений-хозяев. Листья на корневищах чешуевидные или чаще полностью отсутствуют. Устьица отсутствуют. Проводящая система сильно редуцирована. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки мелкие, однополые или полигамные. Чашечка редуцирована и незаметна. Венчик свободнолепестный или сростнолепестный; женские цветки большей частью безлепестные. Тычинки в большинстве случаев в равном числе с лепестками, реже тычинок 1—2; нити свободные или сросшиеся. Пыльцевые зерна 3—5-бороздные или 3—многопоровые. Гинецей из 2—3 плодолистиков; столбики свободные или более или менее сросшиеся; завязь нижняя или почти нижняя, 1-гнездная, с 1—3 семязачатками. Семязачатки унитегмальные или чаще не дифференцированы на нуцеллус и интегумент. Эндосперм целлюлярный. Плоды ореховидные или почти костянковидные. Семена с эндоспермом.

Семейства: циномориевые и баланофоровые.

**Порядок 17. Крушиновые (Rhamnales).** Близок к порядку бересклетовых и имеет общее с ним происхождение. Деревья и кустарники, часто лиановые. Листья очередные или реже супротивные, простые или сложные, обычно с прилистниками. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки обычно мелкие, обоеполые или реже однополые, 4—5-членные, актиноморфные. Околоцветник обычно двойной, реже цветки безлепестные. Тычинок 4—5, супротивных лепесткам. Нектарный диск обычно развит, интрастаминальный. Пыльцевые зерна обычно 3-бороздно-поровые. Гинецей ценокарпный, из 2—3, реже 4—5 плодолистиков, столбики более или менее сросшиеся; завязь верхняя или более или менее сросшаяся с диском, с 1 или 2 анатропными семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плоды костянковидные, ореховидные или ягоды. Семена обычно с эндоспермом.

Семейства: крушиновые, виноградовые и др.

**Порядок 18. Лоховые (Elaeagnales).** Имеет много общего с порядком крушиновые, но гинецей одноплодолистиковый, что исключает непосредственное происхождение от крушиновых. Оба порядка, вместе с порядком бересклетовые, имеют, вероятно, общее происхождение от апокарпного предка. Кустарники или деревья, густо покрытые пельтатными чешуйками или звездчатыми волосками. Листья очередные или реже супротивные, цельные, перистонервные, без прилистников. Характерно наличие корневых клубеньков с азотфиксирующими бактериями. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки обоеполые или однополые, иногда полигамные, актиноморфные, большей частью 4-членные, безлепестные. Чашечка обычно 4-лопастная. Тычинки прикреплены к зеву трубки чашечки, с очень короткими нитями. Обычно внутри трубки чашечки имеется хорошо выраженный диск в виде железистых выростов, чередующихся с тычинками. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые. Гинецей из 1 плодолистика, с длинным нитевидным столбиком и с 1 базальным анатропным семязачатком. Семязачатки битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — сухой и нераскрывающийся орешек, заключенный в ос-

тающуюся и становящуюся обычно мясистой чашечную трубку. Семена со скудным эндоспермом или без эндосперма.

Семейство лоховые.

**Надпорядок 6. Протейные (Proteanae)**

**Порядок 19. Протейные (Proteales).** Происходит, скорее всего, от древних представителей порядка камнеломковых типа современных кунониевых. Деревья и кустарники, очень редко почти травянистые кустарнички. Листья очередные или в ложных мутовках, почти супротивные, без прилистников. Членики сосудов почти всегда с простой перфорацией. Цветки большей частью обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, циклические, безлепестные. Чашечка венчиковидная, сростнолистная, 4-членная. Обычно развит нектарный диск, представляющий собой сильно редуцированный венчик. Тычинок 4, нити обычно более или менее сросшиеся с чашелистиками. Пыльцевые зерна 2—3 (7)-поровые. Гинецей из 1 плодолистика с 1 — многими анатропными или амфитропными семязачатками. Семязачатки битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — листовка, орешек, крылатка или костянка. Семя обычно без эндосперма.

Семейство протейные.

## ПОРЯДОК КАМНЕЛОМКОВЫЕ (SAXIFRAGALES)

### СЕМЕЙСТВО БРУНЕЛЛИЕВЫЕ (BRUNELLIACEAE)

Это тропическое американское семейство содержит единственный род *брунеллия* (Brunellia) с 50 видами, которые встречаются во влажных лесах гор Южной Мексики, Центральной Америки, Вест-Индии и в Андах Южной Америки от Венесуэлы до Боливии на высотах 1800—3000 м.

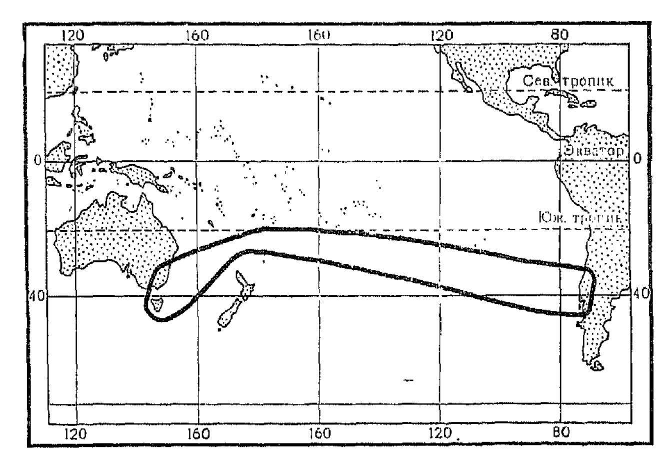
Брунеллиевые — невысокие или иногда довольно крупные, высотой до 20 м, вечнозеленые деревья с цилиндрическими, ветвящимися наверху стволами с серой часто трещиноватой корой. Листья довольно крупные, супротивные или мутовчатые, простые, трехлисточковые или непарноперистые, с маленькими опадающими прилистниками. Листья и молодые стебли обычно опушены короткими рыжеватыми, толстостенными одноклеточными волосками. Мелкие, невзрачные, актиноморфные, двудомные, безлепестные цветки собраны в пазушных или верхушечных метелках. Чашелистиков 4—5, густо опушенных. Тычинок 8—10, они прикреплены к основанию 8—10-лопастного нектарного диска, который, так же как и тычиночные нити, густо покрыт рыжими волосками. Гинецей апокарпный, состоит из 4—5 плодолистиков с вытянутыми шиловидными столбиками. Хотя цветки и однополые, однако в женских цветках имеются рудименты тычинок, а в мужских цветках — рудимент гинецея. Плод — 4—5-листовка. Интересной особенностью плода является расщепление его стенки при созревании: тонкий эндокарпий сжимается и отделяется от кожистого экзокарпия; шаровидные семена при этом выталкиваются из плода, но остаются прикрепленными на извилистой ножке, образованной фуникулусом и плацентой. Блестящие коричневые или красноватые семена, имеющие большой зародыш и обильный эндосперм, привлекают птиц, которые охотно поедают их.

### СЕМЕЙСТВО КУНОНИЕВЫЕ (CUNONIACEAE)

Относительно небольшое (27 родов и около 350 видов) семейство кунониевых почти полностью распространено в южном полушарии. Лишь немногие из многочисленных (около 190) видов рода *вейнманния* (Weinmannia) распространены к северу от экватора и доходят до Филиппин, Южной Мексики и Антильских островов. На материке Евразия кунониевые полностью отсутствуют, а в Африке, не считая Мадагаскара, только в Капском флористическом царстве встречаются эндемичный монотипный род *платилофус* (Platylophus) и *кунония капская* (Cunonia capensis).

Кунониевые — деревья высотой до 30 м или кустарники с кожистыми простыми или сложными (тройчатыми или непарноперистыми) листьями, обычно расположенными супротивно, реже мутовчато. У рода *бауэра* (Bauera) и некоторых других родов супротивные тройчатые листья не имеют черешков и их листочки производят впечатление мутовчато расположенных простых листьев. Очень характерно для всего семейства присутствие опадающих прилистников различной формы, часто срастающихся попарно с прилистниками противоположного листа. Лишь у бауэры прилистники отсутствуют, а у *афанопеталума* (Aphanopetalum) имеются лишь их рудименты.

Очень мелкие, обычно обоеполые цветки кунониевых собраны в кистевидные или метельчатые соцветия; реже образуют густые шаровидные головки (у родов трибы панхериевых — Pancherieae). Исключением здесь снова явля-




Карта 8. Ареал рода эукрифия.

ется бауэра, относительно крупные цветки которой расположены по одному в пазухах листьев. Несмотря на невзрачность и частое отсутствие лепестков, цветки кунониевых обычно имеют нектарники — придатки блюдцевидного околопестичного диска — и опыляются насекомыми с короткими хоботками, или жвалами. К двудомным растениям принадлежат все виды новокаледонского рода *панхерия* (Pancheria) и некоторые виды *кодии* (Codia). Не полностью двудомными являются многие виды *спиреантемума* (Spiraeanthemum), у которых женские цветки нередко имеют фертильные тычинки.

Тычинок в цветках кунониевых обычно 4—5, как и чашелистиков, или вдвое больше, редко (у родов трибы беланжеровых — Belangereae) их более 20. Гинецей большинства кунониевых состоит из 2 в разной степени сросшихся плодолистиков со свободными столбиками. Из него образуется многосемянная коробочка, раскрывающаяся 2 створками. Однако у родов более примитивной трибы спиреантемовых (Spiraeanthemeae) плодолистиков (2)3—5, образующих синкарпный или апокарпный плод. Имеются и нераскрывающиеся односемянные плоды. У кодии, афанопеталума и *цератопеталума* (Ceratopetalum) они ореховидные и опадающие вместе с чашечкой, способствующей распространению плодов с помощью ветра и водных потоков. Виды австралийско-новогвинейского рода *схизомерия* (Schizomeria) имеют относительно крупные, мясистые, костянкообразные плоды, распространяющиеся преимущественно птицами. У большинства же кунониевых семена просто высыпаются из раскрывшихся коробочек и разносятся ветром на небольшие расстояния, чему способствует присутствие на них волосков или крыловидных выростов.

Кунониевые делятся на 2 подсемейства: монотипное — бауэровые (Baueroideae) и собственно кунониевые (Cunonioideae), которое, в свою очередь, делится на 5 триб. От наиболее богатой родами и видами трибы кунониевых (Cunonieae) другие трибы отличаются характерными для них особенностями: беланжеровые — многочисленными пыльниками, спиреантемовые — гинецеем из 3—5 плодолистиков, панхериевые — цветками в шаровидных головках, пуллеевые (Pulleae) — полунижней завязью.

Экологически большинство видов кунониевых приурочено к нагорным лесам тропиков и субтропиков. Все они влаголюбивы и часто обитают в поясе туманов. В Новой Зеландии и Чили некоторые кустарниковые виды поднимаются в горах за пределы субтропиков и переносят кратковременные заморозки.

Многие кунониевые дают ценную древесину. Так, древесина кунонии капской известна в Южной Африке под названием «красного железного дерева» благодаря красивому цвету и высокой прочности. Легкая, прочная и имеющая приятный запах древесина восточноавстралийского *цератопеталума безлепестного* (Ceratopetalum apetalum) используется в вагоностроительной промышленности и для производства мебели. Кора многих кунониевых содержит ценные дубильные вещества, а также используется в народной медицине в качестве вяжущего или тонизирующего средства. Кора *вейнманнии красильной* (Weinmannia tinctoria) дает хорошую краску для кожи. Наконец, некоторые кунониевые, например австралийская *калликома пильчатолистная* (Callicoma serratifolia), имеют декоративное значение и культивируются в ботанических садах и оранжереях.

## СЕМЕЙСТВО ЭУКРИФИЕВЫЕ (EUCRYPHIACEAE)

Единственный род *эукрифия* (Eucryphia) встречается по обе стороны южной части Тихого океана: 2 вида — *эукрифия сердцевиднолистная* (E. cordifolia, рис. 76) и *эукрифия клейкая* (E. glutinosa) растут в горных лесах Южного Чили, а 3 вида — в горах Тасмании и юго-восточной части Австралии (карта 8). Обычно это высокие, стройные и красивые деревья. Наибольшей высоты (30—40 м) достигают чилийские эукрифии. Реже встречаются кустарники — некоторые австралийские эукрифии. Ветве- и листорасположение супротивное, листья плотнокожистые, вечнозеленые. В поверхностных тканях молодых побегов находятся многочисленные друзы, в большом количестве выделяющие красную воскообразную ароматную смолу; вследствие этого листья и молодые стебли блестят, а на поверхности некоторых австралийских растений образуются довольно большие скопления смолы. В марте эукрифии

обильно зацветают. Крупные, диаметром до 5 см, красивые и ароматные цветки распускаются по одному в пазухах листьев. Цветок состоит из 4 кожистых сцепленных верхушками и опадающих в виде колпачка чашелистиков, обычно из 4 широких черепитчатых белых лепестков, множества тычинок, многорядно расположенных на удлиненной конусообразной оси цветка и вторичноапокарпного 4—14-плодолистикового гинецея. Благодаря 4 лепесткам и множеству тычинок, цветок внешне напоминает цветок зверобоя. Цветки посещают насекомые, производящие опыление. Плод эукрифии — кожистая или деревянистая коробочка, при созревании расщепляющаяся на лодочковидные створки, которые затем отделяются от оси плода и раскрываются вдоль шва, обнажая одно или несколько продолговатых семян с большим зародышем и обильным эндоспермом.

Эукрифии очень декоративны, их нередко культивируют в парках Великобритании и США (особенно чилийские виды). Крепкую, твердую и очень плотную древесину чилийских эукрифий используют для строительства домов, изготовления мебели, железнодорожных шпал, телеграфных столбов и повозок. Кора эукрифий служит для получения дубителей, цветы являются источником превосходного меда.

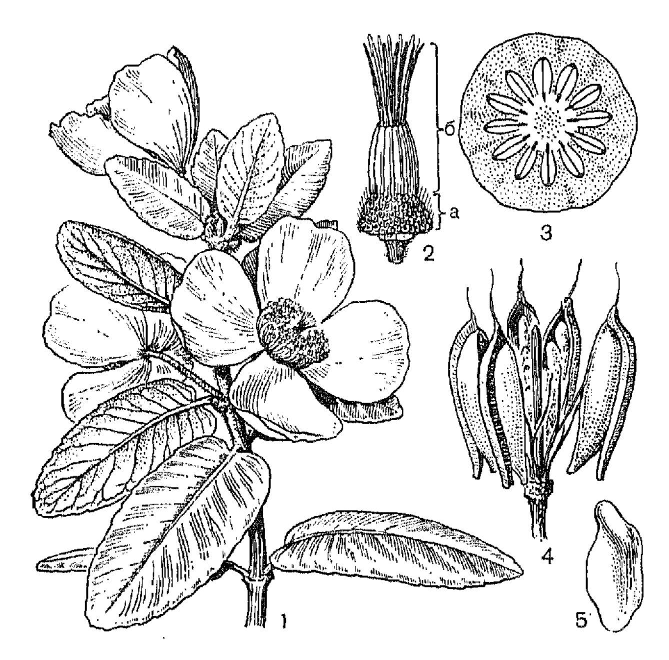



Рис. 76. Эукрифия сердцевиднолистная (Eucryphia cordifolia):

*1* — ветвь с цветками; *2* — цветок с удаленными околоцветником и тычинками (*а* — зона прикрепления тычинок, *б* — зона гинецея и стилодия); *3* — поперечный разрез завязи; *4* — часть раскрывшегося плода; *5* — семя.

## СЕМЕЙСТВО ЭСКАЛЛОНИЕВЫЕ (ESCALLONIACEAE)

Семейство эскаллониевые отличается большим разнообразием входящих в него родов, которые распределяются по 6 подсемействам, иногда принимаемым за самостоятельные семейства. Из принадлежащих к нему 16 родов и около 200 видов значительное большинство распространено в тропических и субтропических областях южного полушария. В северных субтропиках встречается лишь обособленный род *итеа* (Itea), имеющий очень характерный для многих третичных реликтов разрыв ареала между Восточной Азией и Приатлантической Северной Америкой.

Эскаллониевые — преимущественно кустарники или деревья высотой до 20 м, очень редко полукустарники или лианы. В отличие от близкого семейства кунониевых их кожистые цельные листья обычно расположены очередно (редко супротивно или мутовчато) и, как правило, лишены прилистников. Очень мелкие быстро опадающие прилистники имеются только у родов *брексия* (Brexia) и *филлонома* (Phyllonoma, рис. 77). Последний род, виды которого распространены в горах Мексики и Южной Америки, замечателен расположением цветков (одиночных или собранных в кисти) не на ветвях, а на средних жилках верхней стороны листьев, обычно выше их середины, напоминая цветки *иглицы* (Ruscus), расположенные на листовидных стеблях — филлокладиях. Однако у филлономы листья настоящие, и такое расположение цветков объясняется срастанием цветоножек и ножек соцветий со средней жилкой листа. У большинства же других родов семейства мелкие или средней величины цветки собраны в верхушечные или пазушные кистевидные или метелковидные соцветия. Очень редко цветки располагаются по одному в пазухах листьев, а у оригинального стелющегося кустарника Огненной Земли и Южного Чили *трибелеса южного* (Tribeles australis) одиночные белые цветки заканчивают собою густо облиственные боковые веточки.

Цветки эскаллониевых обычно обоеполые, очень варьирующие по строению и опыляющиеся короткохоботковыми насекомыми. Чашелистиков и лепестков чаще всего 5, реже 6—9; причем чашелистики могут срастаться у основания в трубку, с которой нередко срастается и завязь, становясь полунижней или нижней. В некоторых родах наблюдается переход к двудомности. Так, у новозеландского *карподетуса пильчатого* (Carpodetus serratus) женские и обоеполые цветки встречаются на разных растениях, причем на обоеполых растениях только 12% цветков образует плоды. Наиболее обычное число тычинок в цветках эскаллониевых 5, реже 4—9, плодолистиков — от 2 до

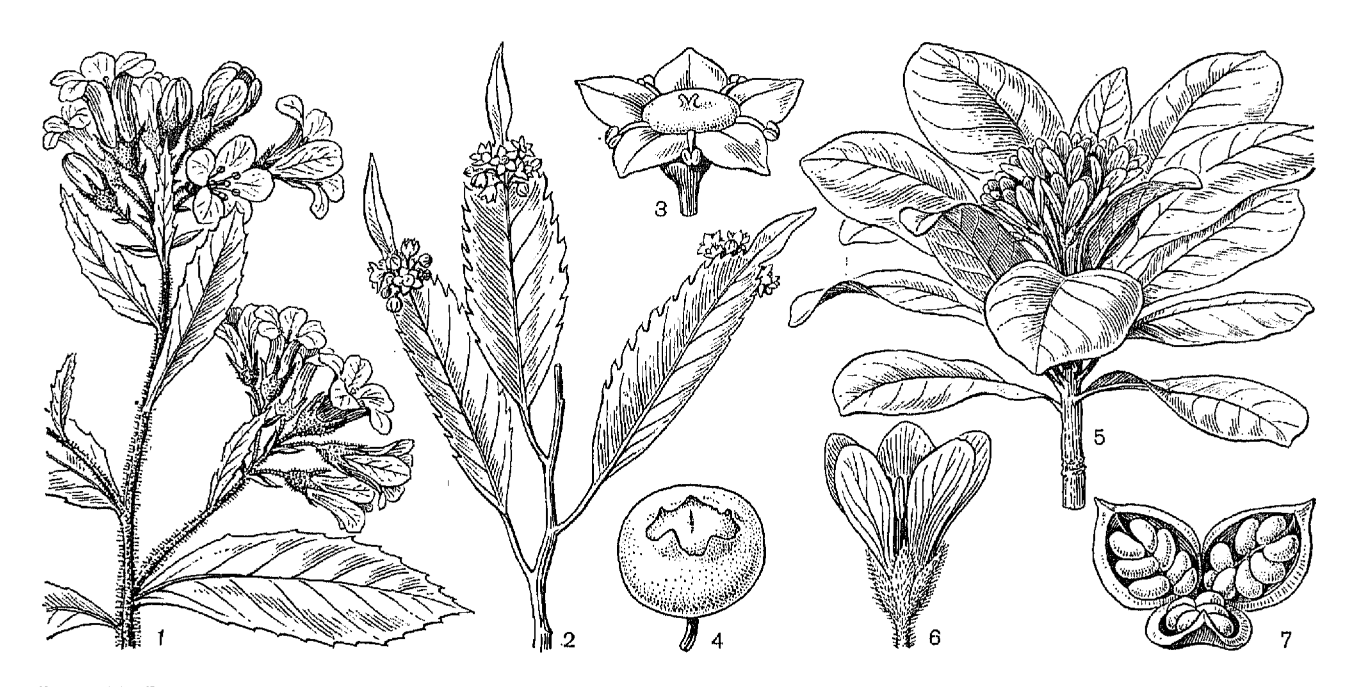



Рис. 77. Эскаллониевые и питтоспоровые.

Эскаллония Клаусена (Escallonia claussenii): *1* — цветущая ветвь. Филлонома широкоостриевая (Phyllonoma laticuspis): *2* — цветущая ветвь; *3* — цветок; *4* — плод. Питтоспорум обыкновенный (Pittosporum tobira): *5* — цветущая ветвь; *6* — цветок; *7* — раскрывшийся плод.

(5) 7. Апокарпный гинецей из 4 плодолистиков и плод-многолистовка имеются только у тасманского кустарника *тетракарпеи* (Tetracarpaea). Большинство видов имеют паракарпный или вторичносинкарпный гинецей и плод-коробочку, раскрывающуюся 2—3 створками. Выпадающие из коробочек семена обычно рассеиваются ветром (у *аноптеруса* — Anopterus — они снабжены широким перепончатым крылом). Встречаются и мясистые, ягодообразные плоды, которые могут быть как односемянными (у *полиосмы* — Polyosma), так и многосемянными (у филлономы с 3—6 семенами).

Хозяйственное значение эскаллониевых невелико. Местные жители используют древесину многих представителей семейства, хотя она не отличается высокими техническими качествами. Многие виды эскаллонии (*эскаллония розовая* — Escallonia rosea, *эскаллония красная* — E. rubra и др.) и некоторые виды других родов очень декоративны и культивируются в ботанических садах, а в умеренно теплых областях — в оранжереях.

## СЕМЕЙСТВО ГОРТЕНЗИЕВЫЕ, ИЛИ ГИДРАНГИЕВЫЕ (HYDRANGEACEAE)

Широко известны такие декоративные кустарники, как *чубушник душистый* (Philadelphus coronarius), обычно называемый «диким жасмином», и *гидрангия садовая*, или «гортензия» (Hydrangea hortensis). Оба эти вида принадлежат к относительно небольшому (20 родов и около 260 видов) семейству гидрангиевых, распространенному преимущественно в субтропических, а отчасти также в умеренно теплых и тропических областях северного полушария. Особенно много гидрангиевых в Восточной и Юго-Восточной Азии и в восточной части Северной Америки —в районах, наиболее богатых прежде широко распространенными третичными реликтами.

Значительное большинство гидрангиевых — листопадные или вечнозеленые кустарники, реже небольшие деревья, лианы или полукустарники. К корневищным травам принадлежат лишь очень оригинальная и выделяемая в особое подсемейство японская *киренгешома пальчатая* (Kirengeshoma palmata, рис. 78) и виды небольшого японо-китайского рода *кардиандра* (Cardiandra). Листья гидрангиевых обычно цельные (очень редко перисто- или пальчатолопастные), без прилистников, расположенные супротивно, очень редко мутовчато или очередно (у кардиандры).

Почти всегда обоеполые (лишь у гавайской *бруссесии* — Broussaisia — однополые, нередко довольно крупные цветки гидрангиевых обычно собраны в кистевидные, щитковидные или метельчатые соцветия. Лишь у североаме-

риканского кустарника *фендлеры скальной* (Fendlera rupicola) крупные белые цветки расположены по одному на верхушках густо облиственных боковых ветвей. Все гидрангиевые — энтомофильные растения. Их цветки содержат нектар и нередко имеют приятный запах, особенно сильный и напоминающий аромат жасмина у многих видов чубушника, опыляемых преимущественно ночными бабочками. У родов подсемейства гидрангиевых (Hydrangeoideae), в отличие от подсемейства чубушниковых (Philadelphoideae), краевые цветки щитковидных или кистевидных соцветий обычно стерильны и имеют сильно увеличенные лепестковидные чашелистики при отсутствии настоящих лепестков, что служит дополнительным средством привлечения насекомых (табл. 21). У видов гидрангии такие краевые цветки обычно немного зигоморфные и состоят из 3—5 лепестковидных чашелистиков, имеющих различную (белую, розовую, голубоватую) окраску, а у восточноазиатской *схизофрагмы* (Schizophragma) краевые цветки имеют всего один, но очень крупный чашелистик.

Фертильные цветки гидрангиевых обычно имеют чашелистиков и лепестков по 4—5, тычинок 4—5, 8—10, или они очень многочисленные, плодолистиков (2) 3—5 (10), образующих вторично синкарпный или паракарпный гинецей с нижней или полунижней завязью и свободными или сросшимися столбиками. Наиболее обычный тип плода у гидрангиевых — коробочка, раскрывающаяся створками или продольными щелями, с многочисленными семенами, распространяющимися с помощью ветра (иногда на них имеются крыловидные придатки, увеличивающие парусность). Встречаются также мясистые плоды, распространяемые птицами. Так, виды азиатского рода *дихроа* (Dichroa) имеют плод — голубую многосемянную ягоду.

Многие виды гидрангиевых очень декоративны и культивируются в садах, оранжереях и в качестве комнатных растений. Выше уже упоминались самые известные из них — «гортензия» и «дикий жасмин». Родоначальником многочисленных сортов садовой «гортензии» является японская *гидрангия крупнолистная* (H. macrophylla), культивировавшаяся в Японии и Китае с давних времен. В Европу «гортензия» была впервые привезена из Китая в 1789 г. английским ботаником Д. Банксом и быстро стала популярным декоративным растением. У большинства садовых сортов «гортензий», размножаемых черенками, все цветки стерильны, образуя крупные почти шаровидные соцветия. В более южных районах в открытом грунте культивируется еще несколько видов гидрангии: *гидрангия метельчатая* (H. paniculata), *гидрангия древовидная* (H. arborescens) и др. Из видов чубушника в наших садах и парках особенно широко культивируется чубушник душистый с душистыми белыми цветками в кистях, происходящий из Южной Европы. Встречаются в культуре и дикорастущие в СССР виды *чубушник кавказский* (P. caucasicus, табл. 21) и дальневосточные — *чубушник тонколистный* (P. tenuifolia) и *чубушник Шренка* (P. schrenkii). Несколько реже встречаются в культуре виды другого красиво цветущего рода гидрангиевых — *дейции* (Deutzia), 2 вида которого (*дейция мелкоцветковая* — D. parviflora и *дейция головатая* — D. glabrata) встречаются дико в лесах Дальнего Востока. Наиболее же декоративна японская *дейция стройная* (D. gracilis).

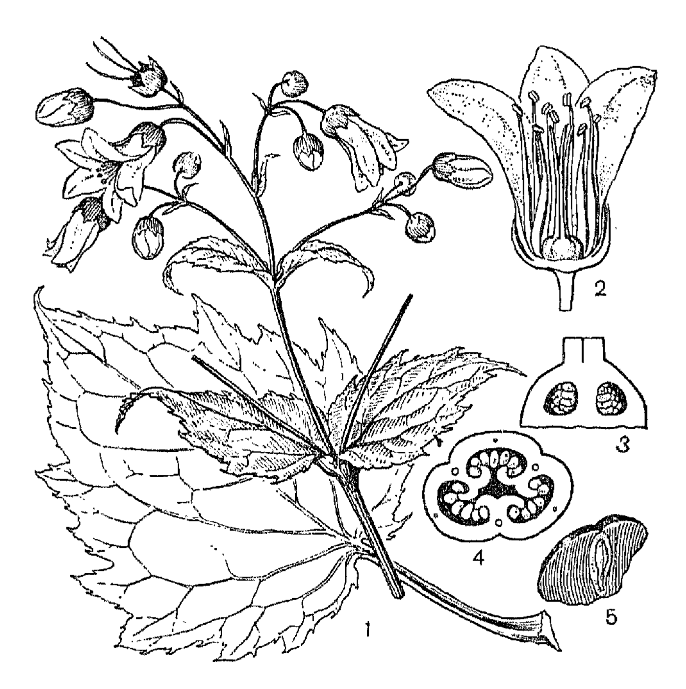


Рис. 78. Киренгешома пальчатая (Kirengeshoma palmata):

*1* — часть растения с бутонами и цветками; *2* — цветок в разрезе; *3* — продольный разрез завязи; *4* — поперечный разрез завязи; *5* — семя.

## СЕМЕЙСТВО РОРИДУЛОВЫЕ (RORIDULACEAE)

Единственный род семейства *роридула* (Roridula) объединяет два эндемичных для Капского царства (Южная Африка) вида кустарников — *роридулу зубчатую* (R. dentata, рис. 79) и *роридулу Горгоны* (R. gorgonias). Оба вида растут в засушливых в летнее время районах на горных склонах с умеренным увлажнением среди зарослей склерофильных кустарников средиземноморского типа: роридула Горгоны — невы-

сокий (30—50 см) кустарник — на болотистых или с просачивающейся влагой участках, нередко заросших сфагнумом, а роридула зубчатая, более высокое (до 150 см) и более ксероморфное растение,— на песчаных и пересыхающих летом местах, но обычно с доступными подземными водами от проходящих поблизости водотоков.

Характерный облик этим кустарникам придают удлиненные цельные или перистораздельные ланцетные или шиловидные листья желто-зеленого цвета, сближенные на концах ветвей и поблескивающие от капелек бальзама, выделяемого железистыми волосками, сплошь покрывающими эти растения. Отмершие бурые листья у роридулы Горгоны свисают вниз от основания олиственной части побегов, слегка закручиваясь на концах, словно змеи с головы Горгоны Медузы.

На листьях можно видеть множество прилипших к их клейкой поверхности погибших или барахтающихся в тщетных попытках освободиться насекомых, и пауков и клопов, высасывающих их соки.

Растения имеют красивые красные, белые или розовые цветки, собранные в немногоцветковые конечные кисти. Чашелистиков, лепестков и тычинок по 5, чашелистики срослись у основания, завязь голая, трехгнездная, с 1—4 висячими семязачатками в гнезде. Плод — 3-створчатая локулицидная коробочка, содержащая несколько довольно крупных семян с зернисто-шиповатой ослизняющейся при увлажнении поверхностью.

Долгое время роридулу причисляли к насекомоядным растениям и даже относили к семейству росянковых, пока работами Р. Марлота (1925) и Ф. Ллойда (1934) не было показано, что роридула не переваривает пойманных насекомых, так как секрет ее желёзок не содержит протеолитического фермента и состоит из смеси смолистых и каучукоподобных веществ. Желёзки роридулы имеют и принципиально иное, чем у росянок, строение: их ножка лишена проводящей ткани, а в эллипсоидальной головке проходят расширенные в нижней части канальцы, в которых собирается секрет, выделяемый эпидермальными и, возможно, паренхимными клетками головки. Канальцы сообщаются со схизолитическим отверстием на верхушке головки, и через это отверстие смолистый секрет капельками выступает наружу. По предположению Р. Марлота, секрет предназначен для отпугивания гусениц и улиток. Возможно, однако, что и гибнущие в липком секрете насекомые не совсем бесполезны для растения: попадая на землю вместе с отмершими листьями, они обогащают азотом бедную почву, на которой растет роридула.

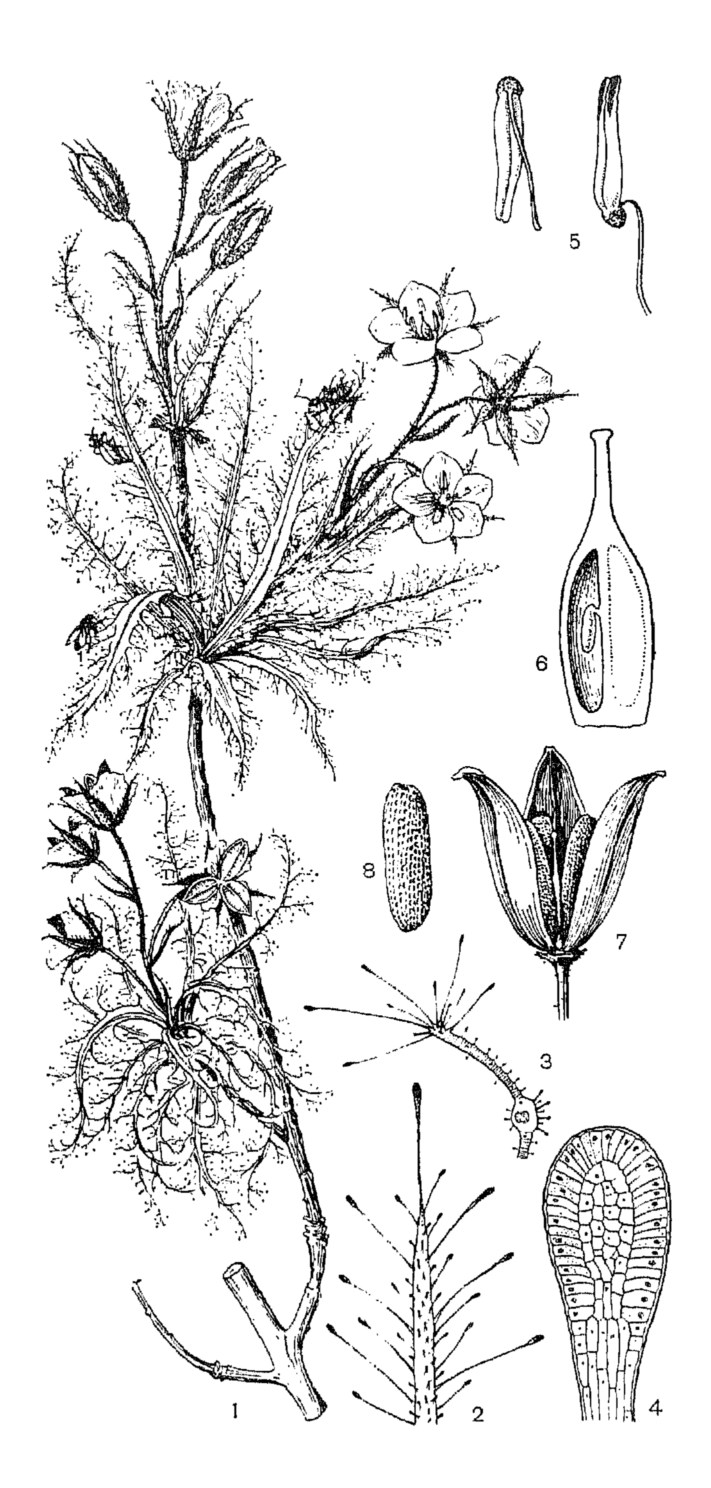



Рис. 79. Роридула зубчатая (Roridula dentata):

*1* — цветущий побег; *2* — верхушка пластинки листа; *3* — поперечный разрез пластинки листа через среднюю жилку; *4* — продольное сечение крупной желёзки листа; *5* — тычинки; *6* — продольный разрез завязи; *7* — раскрывшаяся коробочка; *8* — семя.

Пять видов насекомых (2 — клопов из рода Pameridea и 3 — пауков из рода Synaema) постоянно живут на кустах роридулы, совершенно беспрепятственно передвигаясь по липкой поверхности листьев и цветков. Пауки устраивают среди оснований старых листьев гнезда и прячутся там, поджидая добычу; клопы сидят на листьях там, где мало желёзок Как только движение ветки выдает присутствие пойманного насекомого, пауки и клопы быстро устремляются к нему и высасывают из него соки. Каким образом им удается передвигаться по липкой поверхности, к которой приклеиваются все другие насекомые, даже такие крупные, как шмели, остается недостаточно ясным. Ф. Ллойд, производивший специальные наблюдения этого явления, объяснил его несколькими фактами.

Тело и ножки этих видов насекомых покрыты тонкими острыми щетинками, тем самым площадь соприкосновения насекомого с липкой поверхностью сведена до минимума. Ножки к тому же довольно длинные и во время движения достаточно высоко поднимают тело над поверхностью, так что оно ее почти не касается. Кроме того, эти насекомые бегают так быстро, что тонкие щетинки ножек не успевают погрузиться в секрет, который на поверхности менее липкий, чем внутри. Возможно также, что насекомые выделяют какое-то вещество, оберегающее их от прилипания.

Извлекает ли растение какую-либо пользу от такого сосуществования? Пауки являются, по-видимому, просто иждивенцами, клопы же, по наблюдениям Р. Марлота, производят опыление. Оба вида роридулы имеют раздражимые тычинки, связник которых в нижней части сильно утолщен, а пыльники в бутоне и в неопыленном цветке инвертированы (перевернуты) и прижаты к тычиночной нити (рис. 79). Утолщения связников пяти тычинок образуют кольцо вокруг столбика, который вначале короче тычиночных нитей. Внутри утолщенной части связников содержится сахаристый сок. Добывая его, клоп прокалывает связник хоботком, и в ответ на это действие пыльники внезапно распрямляются, поворачиваясь на 180°, и раскрываются апикальной порой, извергая облако пыльцы на рыльца цветков и на насекомое, которое переносит пыльцу на другие более удаленные цветки.

Семена роридулы высыпаются при растрескивании коробочек и особых приспособлений для распространения не имеют. Неровная поверхность, возможно, помогает им удерживаться в шерсти животных.

Местное население приносит в дома ветки этих растений и использует их в качестве мухоловок-липучек.

## СЕМЕЙСТВО ПИТТОСПОРОВЫЕ, ИЛИ СМОЛОСЕМЯННИКОВЫЕ (PITTOSPORACEAE)

Ареал этого относительно небольшого (9 родов и около 240 видов) семейства ограничен тропическими и отчасти субтропическими областями восточного полушария. Значительное большинство его видов распространено в Австралии: 8 родов являются эндемичными для этого континента (включая Тасманию), а наиболее крупный (около 150 видов) род *питтоспорум*, или *смолосемянник* (Pittosporum, табл. 21), представлен в различных экологических условиях, от тропических дождевых лесов до скрэба (зарослей ксерофильных кустарников).

Среди питтоспоровых преобладают вечнозеленые деревья и кустарники с очередными кожистыми цельнокрайними, реже зубчатыми или лопастными листьями без прилистников. Некоторые из древесных видов достигают в высоту 20 м и более. Среди видов скрэба немало колючих кустарников и эрикоидных кустарничков с очень мелкими толстоватыми листьями. Напротив, у гавайского вида дождевых лесов *питтоспорума Хозмера* (Pittosporum hosmeri) листья достигают 30 см в длину. Некоторые смолосемянниковые начинают свое развитие в качестве эпифитов — на стволах других деревьев. Для всего семейства очень характерно присутствие в коре, а обычно и в других частях растения смолоносных канальцев.

Пятичленные, иногда немного зигоморфные цветки питтоспоровых обычно расположены зонтиковидными щитками или метелками. Однако у небольших кустарников и полукустарников из рода *биллардьера* (Billardiera) с обвивающимися вокруг опоры ветвями довольно крупные, повисающие на тонких цветоножках цветки расположены по одному на верхушках ветвей, а некоторые виды мариантуса (Marianthus) имеют также одиночные, но пазушные цветки. У *питтоспорума Ледермана* (P. ledermanii) цветки в щитке тесно скучены, образуя головчатое соцветие. Отмечается в семействе и каулифлория: у *питтоспорума ветвецветного* (P. ramiflorum) цветки образуются на старых ветвях, а у *питтоспорума стеблецветного* (P. cauliflorum) — на стволах. Однополые цветки известны только у некоторых видов питтоспорума. Лепестки питтоспоровых обычно срастаются основаниями, образуя трубку, достигающую у видов биллардьеры довольно большой длины. Обычными опылителями цветков являются насекомые: перепончатокрылые, мухи и жуки.

Гинецей питтоспоровых всегда паракарпный из 2, реже из 3—5 плодолистиков с простым

Рис. 80. Библис гигантский (Byblis gigantea):

*1* — общий вид растения; *2* — верхушка листа; *3* — тычинки и гинецей (околоцветник удален); *4* — тычинка; *5* — гинецей; *6* — поперечный разрез завязи; *7* — зрелая коробочка с остающимися чашелистиками; *8* — семя.

столбиком. Главным образом по строению плода семейство делится на 2 трибы: смолосемянниковых (Pittosporeae) с плодом-коробочкой и биллардьеровых (Billardiereae) с плодом-ягодой. Раскрывшиеся коробочки большинства видов питтоспорума выглядят очень эффектно: их внутренняя сторона окрашена в красный или желтый цвет и покрыта клейкой смоловидной массой того же цвета, в которой расположены темно окрашенные семена. Птицы поедают клейкое содержимое коробочки вместе с семенами и, таким образом, способствуют их распространению. Виды, имеющие ягодообразные плоды, также распространяются с помощью птиц. Лишь у немногих видов семейства семена распространяются с помощью ветра. Так, у монотипного новогвинейско-австралийского рода *гименоспорум* (Hymenosporum) коробочки лишены клейкого содержимого, а семена снабжены крыловидной каймой, увеличивающей их парусность.

Хозяйственное значение питтоспоровых невелико. Их древесина используется местным населением, но не отличается высокими качествами. Многие кустарники этого семейства очень декоративны, но за пределами тропиков могут культивироваться только в оранжереях. Лишь японо-китайский вид *питтоспорум обыкновенный* (P. tobira, рис. 77) широко культивируется в открытом грунте в странах Средиземноморья, а также на Черноморском побережье. Он имеет блестящие кожистые листья и цветки, по форме, цвету и запаху напоминающие цветки апельсина.

## СЕМЕЙСТВО БИБЛИСОВЫЕ (BYBLIDACEAE)

Библисовые — небольшое семейство насекомоядных трав, содержащее всего один род *библис* (Byblis) с двумя видами, один из которых *библис гигантский* (B. gigantea, рис. 80) — произрастает на западе Австралии, а другой — *библис льноцветковый* (B. liniflora) — в северной тропической части Австралии и на крайнем юге Новой Гвинеи.

Библисы — невысокие, с тонким корневищем одно-двулетние растения (библис льноцветковый) или довольно крупные (высотой до 0,5 м) многолетники с древеснеющими корневищами (библис гигантский), обитающие на влажных кислых почвах по берегам рек, болотам или на песках, заболачивающихся в зимний период и пересыхающих летом. Библис гигантский нередко поселяется также на гарях и нарушенных местообитаниях, исчезая из этих мест по мере восстановления естественной растительности.

Листья библисов очередные, без прилистников, длинные, тонкие, линейные по форме у библиса льноцветкового в почке и в молодом состоянии улиткообразно закручены. Толстостенные эпидермальные клетки и механические ткани проводящих пучков придают листьям жесткость и упругость. Их верхушки шишковидно утолщены, и эти утолщения, содержащие внутри массу трахеидальных клеток, связанных с сосудами доходящего почти до верхушки проводящего пучка, и, вероятно, функционируют как гидатоды. Цветки пазушные, одиночные, на длинных цветоносах, с нежными голубыми, голубовато-фиолетовыми или розовато-красными венчиками. Чашелистиков и лепестков по 5, сросшихся в основании, лепестки обычно зубчатые по краю. Тычинок 5, свободных или внизу приросших к основаниям лепестков, пыльники прикреплены основанием и раскрываются короткой щелью или верхушечной порой. Гинецей синкарпный, из 2 плодолистиков; завязь двугнездная, с многочисленными семязачатками. Плод — округлая или обратнояйцевидная коробочка, семена с гребневидно морщинистой тестой. При плодах удлиняются и сохраняются чашелистики.

Стебли, листья, цветки библисов покрыты железистым опушением. Желёзки двух типов: стебельчатые и сидячие. Первые встречаются рассеянно или скоплениями на всех частях растений. Они состоят из длинных ножек и

дисковидных головок из обычно 32 расходящихся радиально от центра клеток и внешне напоминают маленькие зонтики. Клетки ножек имеют толстые целлюлозные стенки с косой исчерченностью, благодаря чему ножки способны винтообразно складываться (при пересыхании) и снова распрямляться.

Сидячие желёзки более характерны для стеблей и листьев, на которых они располагаются ровными рядами в параллельных бороздках эпидермиса, прерываясь приподнятыми устьицами. Сидячая желёзка состоит из двух базальных клеток, короткой поддерживающей клетки и небольшой головки из 8—16 клеток.

Желёзки богаты плазмой и в живом состоянии обычно красного цвета. Через поры кутикулы они выделяют слизистый секрет. Более липкий секрет стебельчатых желёзок служит для улавливания насекомых, а секрет сидячих желёзок по некоторым наблюдениям обладает протеолитическими свойствами и служит для их переваривания.

Как и на некоторых других насекомоядных растениях и на представителе родственного семейства роридуловых роде *роридула* (Roridula), на библисах живут мелкие бескрылые клопы, питающиеся соками пойманных растением насекомых. Обычно они прячутся на верхней поверхности листьев, где меньше липких стебельчатых желёзок, но способны мчаться к добыче в любом направлении (см. роридуловые). Неизвестно, способствуют ли эти клопы опылению или их сожительство с библисами представляет собой род комменсализма, когда один вид кормится остатками пищи другого, не принося ему ни вреда, ни пользы.

## СЕМЕЙСТВО КАМНЕЛОМКОВЫЕ (SAXIFRAGACEAE)

Камнеломковые — большое и разнообразное семейство, объединяет около 30 родов и до 600 видов, распространенных преимущественно в холодной и умеренной зонах северного полушария, за исключением немногих видов нескольких родов, известных в южном полушарии (в Андах Южной Америки и в Голантарктическом царстве).

Среди камнеломковых нет древесных растений. Все они травы, многолетние или редко однолетние. Листья простые, цельные или реже пальчатые или перистые, как правило, очередные, обычно без прилистников (рис. 81). Цветки одиночные или собранные в разного типа верхушечные соцветия, обоеполые или редко однополые и двудомные, как у японо-китайского рода *танакея* (Tanakea, рис. 82), актиноморфные или реже зигоморфные, око-

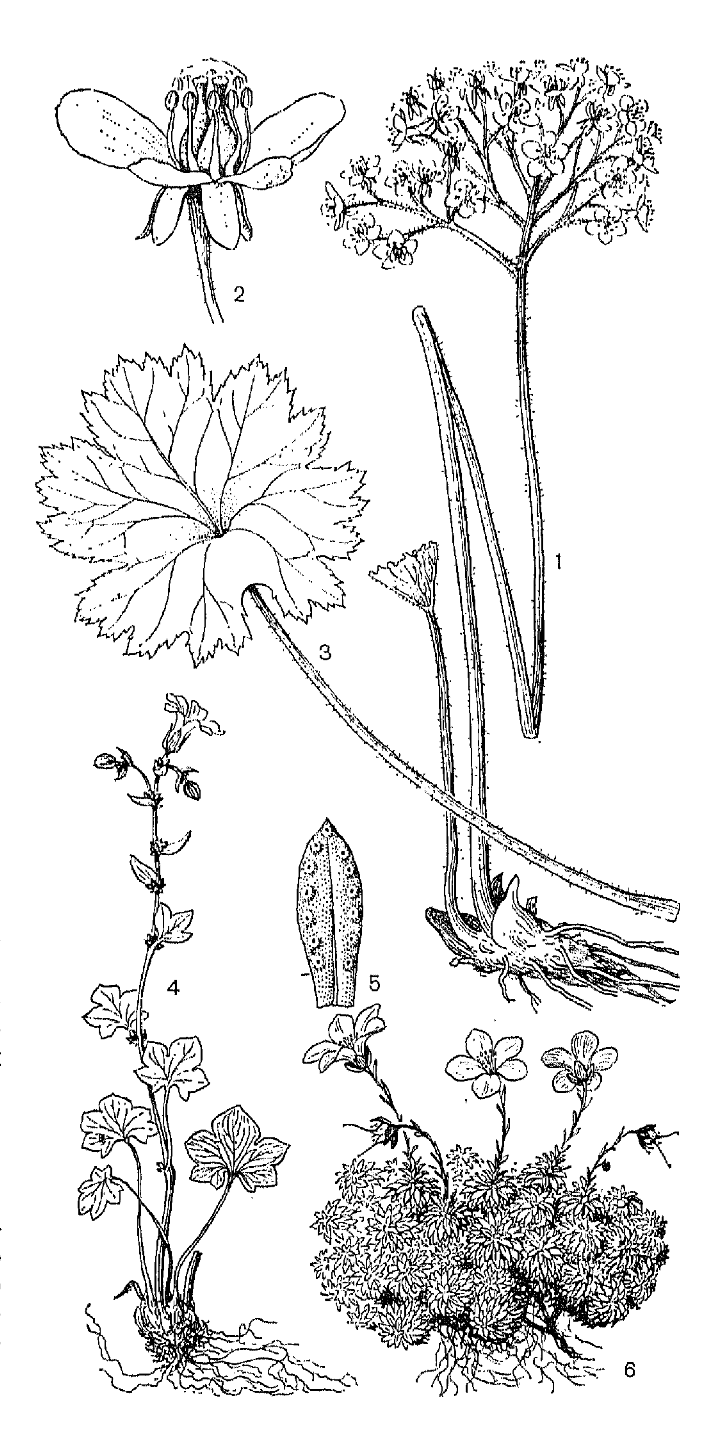



Рис. 81. Камнеломковые.

Пелтифиллум щитковидный (Peltiphyllum peltatum): *1* — общий вид растения; *2* — цветок; *3* — лист. Камнеломка поникающия (Saxifraga cernua): *4* — общий вид растения (в пазухах стеблевидных листьев видны луковички). Камнеломка желто-зеленая (S. luteoviridis): *5* — прикорневой лист (по краю видны гидатоды, выделяющие известь). Камнеломка Динника (S. dinnikii): *6* — общий вид растения-подушки с цветками и плодами.

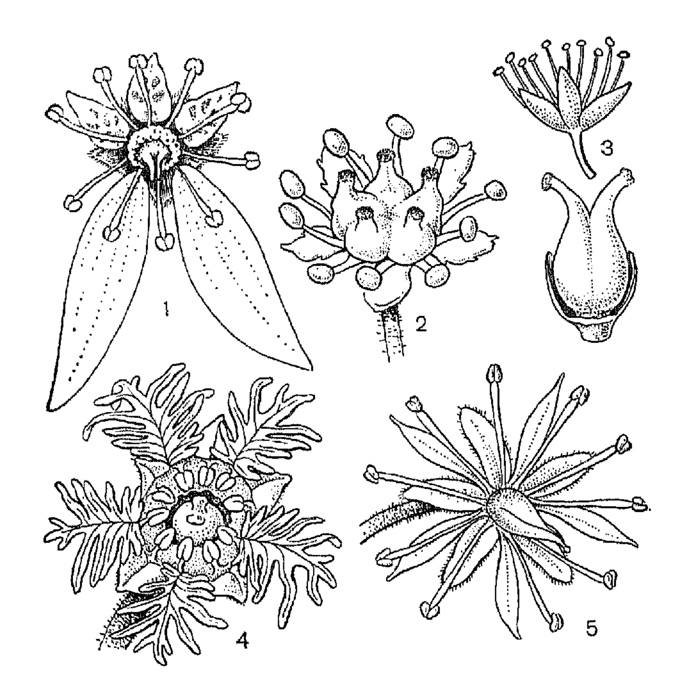



Рис. 82. Цветки представителей семейства камнеломковых:

*1* — камнеломка столоносная (Saxifraga stolonifers), зигоморфный цветок; *2* — пенторум низкорослый (Penthorum sedoides), цветок с простым чашечковидным околоцветником; *3* — танакея укореняющаяся (Tanakea radicans), мужской и женский цветки двудомного растения; *4* — мителла двулистная (Mitella diphylla), цветок с рассеченными лепестками; *5* — тиарелла Верри (Tiarella wherryi), актиноморфный цветок.

лоцветник обычно 5-членный, реже 3-членный, образующий более или менее хорошо развитую цветочную трубку, свободную или в различной степени приросшую к основанию завязи (рис. 81, *2*). Лепестки иногда отсутствуют, например у *селезеночника* (Chrysosplenium). Тычинок 5—10, редко только 3, как у североамериканского рода *толмия* (Tolmiea). Гинецей апокарпный, как у примитивного азиатско-североамериканского рода *астильбе* (Astilbe) или чаще синкарпный или паракарпный, из 2—5 плодолистиков; столбики свободные или реже сросшиеся; завязь верхняя, полунижняя или нижняя, со многими или несколькими семязачатками. Плод — коробочка, раскрывающаяся по перегородкам. Семена мелкие, с маленьким зародышем, окруженным обильным эндоспермом.

На громадном пространстве своего ареала камнеломковые распределены очень неравномерно. По всему ареалу семейства представлены виды только одного рода — *камнеломка* (Saxifraga, см. рис. 81) — самого большого по количеству видов (около 370). Основное разнообразие родов и видов камнеломковых сосредоточено в горных странах Азии, Европы, Америки. Участие камнеломковых в растительном покрове особенно бросается в глаза в Арктике и высокогорьях. В южных Альпах, на Кавказе, в Гималаях, на Скалистых горах Америки, особенно на известняках, камнеломковые, особенно род камнеломка, представлены наибольшим богатством узколокальных эндемичных форм. Второе место по широте распространения занимает род селезеночник (до 60 видов), представленный в Азии (большинство видов), Америке, Европе и Северной Африке. Несколько небольших родов (1—12 видов) американо-азиатские. Около половины родов семейства ограничены в своем распространении горными областями Северной и Южной Америки и насчитывают в своем составе не более 1—5 видов. Исключение составляют род *геухера* (Heuchera, около 70 видов) и *литофрагма* (Litophragma, 20 видов). Восемь родов семейства распространены только в Азии. Некоторые секции самых больших родов камнеломка и селезеночник целиком или почти целиком азиатские.

Почти все камнеломковые — многолетние травы от нескольких сантиметров до полутора метров высотой. Камнеломковые в основном гигрофиты и мезофиты и лишь небольшая часть субксерофиты. Исключительно или преимущественно влаголюбивы лесные виды родов астильбе, *роджерсия* (Rodgersia), *лептарена* (Leptarrhena), *бойкиния* (Boykinia), *пелтифиллум* (Peltiphyllum), *боландра* (Bolandra), *суксдорфия* (Suksdorfia), *элмера* (Elmera) и др. Все они имеют, как правило, мочковатые корни, крупные, сочные листья с рыхлым мезофиллом и слабо кутинизированной эпидермой. Субксерофильные виды, обитающие в низменных районах, имеют хорошо развитые корни, листья опушенные или кожистые с сильно кутинизированной эпидермой. Высокогорные субксерофильные виды способны переносить недостаток влаги благодаря мясистым сильно кутинизированным листьям. Кроме того, в розетках листьев может собираться атмосферная влага и роса, которые служат для развития побегов. У обитателей скал и осыпей часто раздвоенный, уходящий глубоко в почву главный корень, наиболее распространена подушечная форма роста. На укороченных и прижатых к земле побегах при этом наблюдается значительная редукция листовых пластинок, характеризующихся, кроме того, толстой кожистой эпидермой. Замечательной особенностью субксерофильных высокогорных видов камнеломок является способность выделять известь на поверхности листьев. Выделение извести происходит через гидатоды, которые имеются и у видов других секций, но не выделяют никакой извести. Гидатоды представляют собой группы мелких паренхимных клеток, бедных хлорофиллом или даже без него, которые

лежат под эпидермой над проводящими пучками (рис. 81, *5*). У видов, выделяющих известь, гидатоды расположены в углублениях, имеющих вид ямок, которые находятся на верхней стороне листа по краю или только на кончике. У видов с зубчатым или пильчатым краем эти ямки находятся у основания зубцов. Углекислый кальций в растворенном виде поступает из проводящего пучка в ямку, где после испарения воды остается осадок, к которому снизу добавляются новые частицы углекислого кальция. Постепенно ямка не только полностью заполняется, но даже за пределами ее оказывается известковый налет, так что, если ямки расположены близко друг от друга, по краю листа образуется сплошная известковая полоса, как у *камнеломки метельчатой* (S. paniculata). Количество выделяемой извести довольно значительно. В зависимости от секреции извести находится и глубина ямок. Последние на листьях проростков почти плоские и становятся глубже позднее, когда отделение извести усиливается. Известковый налет, образующийся на листьях, по-видимому, затрудняет отдачу воды и служит защитой от слишком интенсивного освещения.

Биология цветения камнеломковых, многие из которых приспособлены к крайним условиям существования на севере и в высокогорьях, имеет ряд особенностей. Эти растения характеризует ускоренный ритм прохождения всех сезонных фаз, от появления первых листьев и молодых побегов до образования зрелых плодов и семян. Сроки цветения зависят от сформированности репродуктивного побега в почке возобновления к концу предыдущего вегетационного периода. Раньше всех образуются зачатки цветков будущего года у *камнеломки супротиволистной* (S. oppositifolia, табл. 22). В поздние дни лета у нее появляются цветочные побеги, которые осенью развиваются и в таком состоянии зимуют. Внутри цветочной почки в это время уже есть завязь, тычинки, чашелистики и окрашенные лепестки. Поэтому цветение у нее начинается ранней весной, прямо из-под снега. У большинства видов цветочные почки закладываются в июле, у некоторых еще позднее, в августе (*камнеломка болотная* — S. hirculus), и у них соответственно позднее наступает цветение на будущий год. Как правило, семена у поздноцветущих видов не вызревают к наступлению зимы, нередко они даже уходят под снег в цветущем состоянии. Зато их незрелые семена прекрасно прорастают и цикл развития от семени до семени оказывается завершенным.

Все камнеломковые — насекомоопыляемые растения. На севере и в высокогорьях это является ограничительным фактором перекрестного опыления, так как насекомых-опылителей там недостаточно. Для привлечения насекомых служат разнообразно окрашенные лепестки с более яркими точками или жилками при основании, которые, в свою очередь, указывают местонахождение нектара. Он выделяется у основания завязи, или на диске, окружающем гинецей, или на внутренней стороне лепестков в больших количествах. Ткань нектарников состоит из более мелких, чем окружающие, клеток и содержит глюкозу. Секреторную функцию выполняют устьица или поры, рассеянные по всей эпидерме нектарников. Открытые цветки камнеломковых с легко доступным нектаром чаще всего посещают короткохоботковые насекомые (мухи). Последних наблюдали даже на высоте 3000 м на цветках *камнеломки проломниковой* (S. androsacea). Нектар у камнеломки супротиволистной находится глубже и доступен только мотылькам и шмелям. И как раз у этого раннецветущего высокогорного вида чаще происходит самоопыление из-за отсутствия насекомых-опылителей. Случайное посещение цветков муравьями наблюдалось у *камнеломки жестколистной* (S. aizoides). Перекрестному опылению у камнеломковых способствует также дихогамия, неодновременное созревание тычинок и рыльца (протандричные или протогиничные цветки соответственно), хотя наряду с этим существует и гомогамия (одновременная готовность тычинок и рыльца к опылению). Нередки виды, которые бывают то дихогамными, то гомогамными. Самоопыление известно и в том и в другом случае, когда не произошло перекрестное опыление. У некоторых видов литофрагмы самоопыление исключается благодаря несовместимости.

Камнеломковые обычно образуют очень много мелких семян, за исключением тех видов, у которых большую роль играет вегетативное размножение. Ко времени созревания семян коробочки раскрываются и семена могут высыпаться, когда растения раскачиваются от ветра, толчков животных и т. д. (распространение по типу баллистов). У лесных видов селезеночника, *мителлы* (Mitella), *тиareллы* (Tiarella) семена вылетают из коробочек при падении на них водяных капель. У многих видов высохшие плоды целиком разносятся потоками воды, растаскиваются мышами, повисают на шерсти крупных животных (в последнем случае благодаря присутствию железистых липких волосков). Семена разных родов камнеломковых кажутся очень похожими между собой из-за малых размеров (длиной 0,5 мм). Однако на самом деле они очень разнообразны по форме, скульптуре оболочки, снабжены различными придатками в зависимости от спосо-

ба распространения. Семена видов — обитателей сильно увлажняемых мест — обычно с гладкой поверхностью, обладают хорошей плавучестью и переносятся водой на большие расстояния. Исследования показали, что семена камнеломки жестколистной остаются плавучими более 3 недель, у *камнеломки снежной* (S. nivalis), *камнеломки звездчатой* (S. stellaris), также влаголюбивых видов, семена могут оставаться в воде 18 дней, не теряя жизнеспособности, в то время как семена скальных видов — *камнеломки моховидной* (S. bryoides), *камнеломки метельчатой*, *камнеломки мускусной* (S. moschata) тонули через два дня.

Кроме семенного размножения большую роль у камнеломковых играет вегетативное размножение. Наиболее распространенным и продуктивным способом вегетативного размножения среди камнеломковых является способность к образованию выводковых почек в пазухах листьев. Выводковые почки состоят из укороченной оси и мясистых, бедных хлорофиллом листочков, прижатых друг к другу и напоминающих луковичку. В литературе их нередко так и называют — луковичками или бульбочками. По месту их образования различают воздушные бульбочки — в пазухах стеблевых и прицветных листьев (у видов камнеломок) и подземные или прикорневые (виды родов камнеломка, литофрагма, суксдорфия). Некоторые камнеломки, назовем для примера наши северные виды — *камнеломка листочковая* (S. foliolosa), *камнеломка кимвальная* (S. cymbalaris),— размножаются и распространяются только благодаря своей способности к вивипарии и практически не образуют плодов и семян. У большинства же видов вегетативный способ размножения существует параллельно с семенным. Кроме образования выводковых почек, у камнеломковых существуют и другие способы вегетативного размножения: образование зачатков новых растений на концах ползучих побегов (*камнеломка усатая* — S. flagellaris, виды рода мителла), столонов (*камнеломка ручейная* — S. rivularis), на листьях (виды рода толмия), повторное деление мясистого главного корня и образование таким путем целых колоний новых растений у видов рода геухера, тиарелла, литофрагма, *джепсония* (Jepsonia).

Многие камнеломковые издавна известны человеку как красиво цветущие растения, а некоторые и как лекарственные. Название «камнеломка» чаще всего связывают с высокогорными видами, растущими на скалах (считалось, что они образуют в них трещины). Другое объяснение названия «камнеломка» связывают с применением каких-то видов в народной медицине против камней в почках. Есть данные о бактерицидных свойствах некоторых камнеломок. В Сибири и на Алтае используют листья *бадана толстолистного* (Bergenia crassifolia) как народное лекарство и суррогат чая. Более важное значение имеет бадан как дубильное растение. В листьях его содержится до 23%, а в корневищах до 27% танидов. В связи с этим в 1927 г. бадан введен в культуру. В течение 8—10 лет используют листовую массу, а затем корневища в кожевенной промышленности. Из листьев получают гликозид арбутин, применяемый в медицине и фотографии. Клетки с дубильными веществами обнаружены также у ряда других видов камнеломковых (астильбе, роджерсия, бойкиния, камнеломка, селезеночник), но в незначительных количествах. В основном же камнеломковые вводятся в культуру как декоративные растения. Виды астильбе, бадана, пельтифиллума, геухеры имеют крупные пирамидальные, метельчатые, зонтиковидные, кистевидные соцветия из белых, розовых или пурпурных цветков, появляющихся ранней весной. Они не требовательны к условиям произрастания и широко распространены в садах и парках, особенно на каменистых горках и в затененных местах. В культуре выведено много гибридов, превосходящих по красоте исходные виды, например между астильбе японской (Astilbe japonica) и астильбе китайской (A. chinensis). Своеобразна красота многих камнеломок, особенно высокогорных и арктических видов, образующих подушки из розеток довольно широких, нередко толстых и мясистых, напоминающих толстянковые, листьев или чаще из многочисленных побегов, покрытых узкими кожистыми, иногда колючими листьями. Весной подушки камнеломок, достигающих в диаметре нередко 1 м, почти сплошь покрыты желтыми, белыми, пурпурными, розовыми цветками, одиночными или собранными в небольшие соцветия, создающими замечательный контраст с густыми жесткими подушками. Многие камнеломки, главным образом европейские виды, уже давно выращиваются в садах на каменистых горках, но несравненно красивей камнеломки в природе, на скалах, в неожиданных сочетаниях с другими растениями. Любителям комнатного цветоводства хорошо знакома *камнеломка столононосная* (S. stolonifera). Область ее естественного распространения лежит в Китае и Японии. Она красива не только кистевидно-метельчатыми соцветиями изящных цветков с неравными лепестками, но и округлыми ярко-зелеными с красными жилками, сильно опушенными листьями. От основания листьев отходит множество нитевидных побегов разной длины, несущих на концах зачатки новых растений, так что это и красивое ампельное растение.

## СЕМЕЙСТВО ТОЛСТЯНКОВЫЕ (CRASSULACEAE)

Характерный облик представителей семейства толстянковых отражен в названии семейства. Слово «crassus» на латинском языке означает «толстый». Мясистые, сочные стебли и листья составляют примечательную черту этого семейства. Толстянковые, подобно кактусовым, относятся к экологической группе растений засушливых областей — суккулентам. В семейство входят более 30 родов и 1500 видов, распространенных очень широко, но главным образом в теплых и засушливых областях. Наиболее богата родами толстянковых Африка, особенно Южная Африка, к которой приурочено большинство видов таких крупных родов, как *толстянка* (Crassula, более 300 видов), *каланхое* (Kalanchoë, около 200 видов). Богато представлены толстянковые также в сухих областях Америки, от юго-запада США до Мексики и Центральной Америки. Но самый крупный род в семействе — *очиток* (Sedum), насчитывающий, вероятно, до 600 видов, обитающих в основном в умеренной полосе в пределах северного полушария, преимущественно в Евразии. Толстянковые совершенно отсутствуют в Австралии и Полинезии.

Большинство толстянковых обычно растут на более или менее сухих открытых местах, очень часто среди камней и в трещинах скал. Иногда они встречаются в кустарниках, на лугах и в тенистых ущельях, а некоторые виды даже живут в воде (*толстянка водная* — C. aquatica). Толстянковые встречаются от уровня моря до альпийского пояса. Иногда они бывают эдификаторами растительного покрова. Например, в Капской области как на побережье, так и в горах широко распространены ассоциации древовидных толстянковых, в которых доминируют виды рода *котиледон* (Cotyledon). *Очиток едкий* (S. acre) в период цветения дает роскошный желтый ковер. Широко распространенный по всей Европе этот вид предпочитает сухие возвышенные места с песчаными почвами.

Большинство толстянковых — травы, но среди них встречаются также полукустарники и небольшие кустарники. Установлено, однако, что стебли кустарниковидных форм имеют травянистую анатомическую структуру. Древовидную форму имеют, например, южноафриканские виды *толстянка древовидная* (C. arborescens) и *толстянка серебристая* (C. argentea), у которых имеется один слегка одревесневающий стебель, достигающий в высоту 2—3 м. *Каланхое перистый* (K. pinnata) имеет более типичную кустарниковидную форму роста — он развивает несколько стеблей. Многие виды толстянок несут густо облиственные толстые колонновидные стволики, на верхушке которых формируются соцветия (*толстянка пирамидальная* — C. pyramidalis). Некоторые из них (*толстянка колончатая* — C. columnaris) в первые годы жизни имеют вид круглых камней размером от грецкого ореха и больше, и только через 5—10 лет, когда они переходят к цветению, «камень» вырастает в короткую колонку с плотно прилегающими листьями и соцветием на верхушке. Эти виды толстянок — монокарпики; они цветут один раз, а затем отмирают, успев образовать в пазухах листьев при основании стебля отпрыски с плотными розетками листьев.

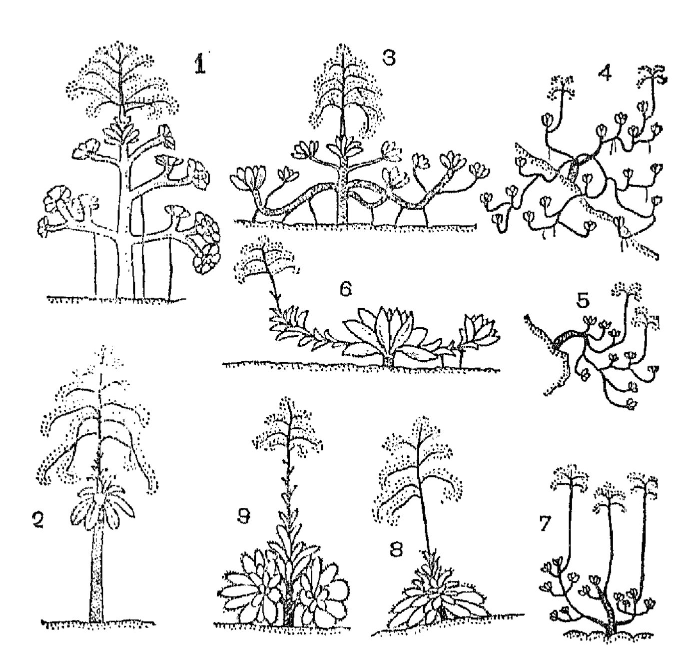



Рис. 83. Формы роста у видов рода эониум (Aeonium) с розеточными листьями.

Древовидная форма роста: *1* — побеги толстостебельные ветвящиеся у эониума древовидного (A. arboreum); *2* — побеги канделябровидные у эониума благородного (A. nobile). Кустарниковидная форма роста: *3* — побеги толстостебельные у эониума реснитчатого (A. ciliatum); *4* — побеги ползучие у эониума Саундерса (A. saundersii); *5* — побеги полегающие у эониума очитколистного (A. sedifolium). Травянистая форма роста: *6* — со стеблем у эониума клейкого (A. glutinosum); *7* — у бесстебельного эониума Смита (A. smithii); *8* — у многолетника эониума железистого (A. glandulosum); *9* — у монокарпика эониума канарского (A. canariense).

Наиболее часто в семействе встречается травянистая форма роста; прямостоячие, полегающие и ползучие травы имеют чаще всего многочисленные ветвящиеся стебли. Среди них есть как однолетние, так и двулетние и многолетние растения. Прекрасным примером многообразия форм роста толстянковых являются некоторые виды почти исключительно макаронезийского рода *эониум* (Aeonium, рис. 83), некоторые из них, по словам Ш. Карлквиста (1974), представляют собой «миниатюрные, монокарпические розеточные деревья». Древо-

видная, кустарниковидная и травянистая формы роста переходят здесь одна в другую через изменения в длине, толщине, густоте ветвей и соцветий.

Листья толстянковых обычно цельные, очередные или супротивные, большей частью сидячие, часто собраны в розетки. Благодаря образованию розеток, имеющих чашевидную, цилиндрическую и луковицеобразную форму, достигается защита от интенсивной инсоляции и испарения. Устьица листьев толстянковых в сухую погоду днем бывают закрыты. Ночью при открытых устьицах $CO_2$ поступает в растение. В ходе усвоения $CO_2$ образуются органические кислоты, которые днем разрушаются, освобождая $CO_2$. Последний днем используется для образования новых запасов углеводов. Такой необычный тип фотосинтеза получил название «крассула-тип». Мясистые листья могут быть плоскими (очиток, каланхое), цилиндрическими (*каланхое трубкоцветный* — K. tubiflorum), щитковидными (*умбиликус скальный* — Umbilicus rupestris) или почти округлыми (ряд видов очитка). У *каланхое перистого* (K. pinnata) наряду с простыми листьями развиваются и сложные непарноперистые. Обычно листья зеленые, но часто также желтоватые или серо-голубоватые от воскового налета или с красноватым от антоциана оттенком, иногда сильно опушенные.

Цветки толстянковых, как правило, обоеполые, редко однополые, актиноморфные, собранные в верхушечные верхоцветные соцветия. У видов рода *монантес* (Monanthes) цветки одиночные либо в монохазиях или дихазиях. Околоцветник обычно 5-членный, реже 4-членный, 3—9-членный до 32-членного, причем число частей варьирует и непостоянно даже у одного и того же растения. Чашелистики, как правило, свободные либо сросшиеся в основании (*эчеверия* — Echeveria). Лепестки свободные или более или менее сросшиеся, редко полностью сросшиеся. Тычиночные нити могут быть прикреплены к основанию цветочной трубки, около ее середины или в верхней части. Тычинки в одинаковом числе с лепестками, либо их вдвое больше. Плодолистики обычно свободные или слабо сросшиеся в основании. В их нижней части находятся небольшие придатки, функционирующие в качестве нектарников. Сильно развитыми лепестковидными нектарниками выделяется в семействе род монантес, большинство видов которого растет на Канарских островах. Плод — многолистовка, редко коробочковидный (североамериканский род *диаморфа* — Diamorpha). Семена без эндосперма или со скудным эндоспермом.

Толстянковые — перекрестноопыляемые растения. Для многих видов характерна протанд-

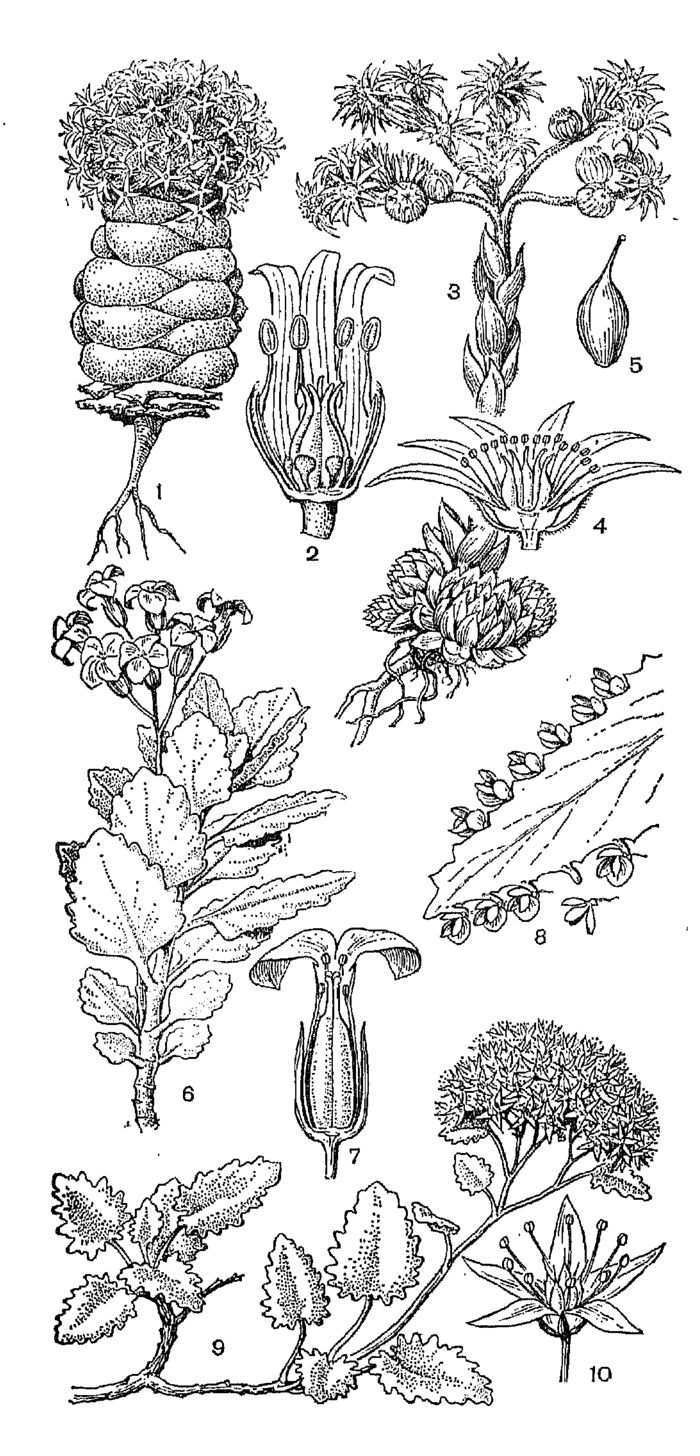



Рис. 84. Толстянковые.

Толстянка колончатая (Crassula columnaris): *1* — общий вид растения в цвету; *2* — цветок в разрезе. Молодило Функа (Sempervivum funkii): *3* — общий вид растения в цвету; *4* — цветок в разрезе; *5* — плод-листовка. Каланхое Блоссфельда (Kalanchoe blossfeldiana): *6* — общий вид растения в цвету; *7* — цветок в разрезе. Каланхое Дегремона (K. daigremontiana): *8* — часть листа с живыми растеньицами на нем. Очиток тополелистный (Sedum populifolium): *9* — общий вид растения в цвету; *10* — цветок.

рия (*умбиликус повислый* — U. pendulis) и протогиния (виды рода очиток). Нектар, обильно отделяемый чешуевидными нектарниками у основания плодолистиков, защищен в начале цветения наклоненными друг к другу лепестками и основаниями тычинок, прижатых к нектарникам. У некоторых видов нектар глубоко спрятан в трубчатом цветке и доступен только длиннохоботковым насекомым. Цветки толстянковых обычно посещаются шмелями, пчелами, мухами и бабочками.

Висячие трубчатые цветки некоторых видов каланхое (например каланхое перистого), а также цветки эчеверии и южноафриканских видов котиледона опыляются птицами. Птица просовывает клюв и переднюю часть головы в длинную трубку венчика, сосет нектар и производит опыление.

У толстянковых известно также самоопыление. Так, у толстянки водной и родственных ей видов клейстогамные и автогамные цветки почти никогда не открываются и цветение, как и созревание плодов, иногда происходит под водой.

Толстянковые обычно производят большое количество семян, которые распространяются ветром, водой, муравьями. Семена обычно мелкие и легкие. Например, у мадагаскарского *каланхое Блоссфельда* (K. blossfeldiana) подсчитано 80 000 семян на грамм. Семена очитка едкого распространяются дождем: они вымываются из созревших открытых сверху листовок очитка по мере наполнения листовок водой. Нередко размножение видов очитка происходит вегетативным путем: на стеблях и листьях появляются придаточные корни.

Всем представителям семейства свойственна исключительная способность к вегетативному размножению. Легкость образования придаточных корней на стеблях, почек на листьях, новых розеток листьев на ползучих побегах определяет необычную жизнеспособность видов толстянковых. Особенно активен процесс почкообразования на листьях с последующим развитием молодых растений — деток. Эти маленькие растеньица с крохотными корешками можно видеть на листе *каланхое Дегремона* (K. daigremontiana, рис. 84). В меньшей степени образование деток свойственно каланхое перистому, а у каланхое трубколистного детки образуются на конце длинного трубчатого листа.

Виды рода *молодило* (Sempervivum, табл. 23) формируют шаровидные розетки листьев на ползучих побегах. Они отделяются от материнского растения и завоевывают новые местообитания. Размножение *молодила отпрыскового* (S. soboliferum) тесно связано с сосновым лесом, где сухие сосновые шишки, падая в зарос-

Рис. 85. Толстянковые.

Эчеверия Пекокка (Echeveria peacockii): *1* — общий вид растения в цвету; *2* — цветок в развернутом виде. Адромискус Пельница (Adromishcus poellnitzianus): *3* — общий вид растения в цвету; *4* — цветок в развернутом виде.

ли молодила, разрывают стебельки, находящиеся между розетками листьев, и отбрасывают розетки на несколько метров в сторону.

Семейство толстянковых делится на 6 подсемейств. К подсемейству очитковых (Sedoideae) относятся многолетние травянистые растения с супротивными, очередными, мутовчатыми или в прикорневой розетке листьями. Цветки 3(5—12)-членные. Чашелистики и лепестки свободные. Тычинки в числе лепестков или их в два раза больше (см. рис. 84). Сюда входят роды очиток и диаморфа.

В подсемействе молодиловых (Sempervivoideae) у основных его представителей (молодило, эониум, монантес) листья очередные, большей частью в розетке, прикорневые всегда в розетке. Цветки обычно 5—32-членные, лепестки свободные, у основания сросшиеся, тычинки расположенные в два круга (см. рис. 84).

Основным представителем подсемейства эчевериевых (Echeverioideae) является крупный американский род эчеверия, насчитывающий около 150 видов. Листья очередные, обычно в розетке. Цветки 5-членные, лепестки у основания сросшиеся, тычинок в два раза больше, чем лепестков (рис. 85).

В подсемействе котиледоновые (Cotyledonoideae) у его основных родов котиледон, *адромисхус* (Adromischus), умбиликус, *розеточница* (Rosularia) листья очередные или супротивные, на черешках. Цветки 5-членные; лепестки, сросшиеся в трубку; тычинки расположены в два круга (см. рис. 85).

В подсемейство каланхоевых (Kalanchoideae) входит большой род каланхое, включая *бриофиллум* (Bryophyllum), который в настоящее время не выделяют из каланхое. Листья супротивные, на черешках. Цветки 4-членные; лепестки, сросшиеся в трубку; тычинок 8, расположенных в два круга и прикрепленных к трубке венчика (см. рис. 84).

К подсемейству толстянковых (Crassuloideae, табл. 23) относятся большой род толстянка и ряд небольших родов. Листья у них супротивные. Цветки мелкие, 5(4—9)-членные, одиночные или в соцветиях. Лепестки свободные, тычинки в равном числе с лепестками и прикреплены к их основаниям (см. рис. 84).

Многие толстянковые — декоративные растения. Из-за оригинальности внешнего облика их часто выращивают как комнатные растения, а также в парках, садах и оранжереях. Хорошо знакомы любителям комнатных растений каланхое (бриофиллум) Дегремона и каланхое (бриофиллум) перистый. Родина каланхое Дегремона — остров Мадагаскар, а каланхое перистый встречается в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Родину этого вида установить теперь трудно из-за активной деятельности человека по его распространению. Листья этих видов каланхое используют в быту при самых разных заболеваниях, и не случайно эти растения называют «деревом жизни» или «комнатным женьшенем». *Молодило кровельное* (S. tectorum) издавна введено в культуру в Европе как красиво цветущее растение. Раньше его применяли для покрытия глиняных крыш, отчего и происходит его видовое название. Свежие листья толстянки серебристой используют в Южной Африке в качестве корма для животных. Ряд видов используют в быту как лекарственные: более 400 лет популярным средством народной медицины является *очиток розовый*, или *золотой корень* (Sedum rosea, табл. 23). *Эониум бальзамический* (A. balsamifera) и *эониум пальмский* (A. palmense) выделяются среди видов рода эониум содержанием бальзама в листьях.

## СЕМЕЙСТВО ЦЕФАЛОТОВЫЕ (CEPHALOTACEAE)

К этому монотипному семейству относится одно из наиболее замечательных насекомоядных растений — *цефалотус мешочковидный* (Cephalotus follicularis, рис. 86). Цефалотус — эндемик Юго-Западной Австралийской флористической провинции. Он встречается на ограниченной территории, которая в форме полумесяца протягивается вдоль морского побережья на крайнем юго-востоке провинции. Цефалотус растет на относительно сухих местах по окраинам торфяных болот. Это небольшое травянистое растение с подземным корневищем. Ежегодно образуется розетка тесно расположенных прикорневых листьев. Листья двух типов — верхние (внутренние) плоские, цельные, толстые, с желёзками на черешке и на нижней стороне пластинки, а нижние (внешние) превращены в сложно устроенные ловчие кувшинчики, расположенные более или менее косо на поверхности почвы. Плоские листья развиваются в течение австралийской осени (март — апрель) и достигают полного развития весной (август — сентябрь), в то время как кувшинчатые листья развиваются зимой и весной и полностью формируются и активно функционируют летом (ноябрь — январь), когда насекомые наиболее обильны. В ноябре — декабре из середины розетки поднимается очень длинный безлистный цветонос, несущий наверху соцветие, состоящее из мелких боковых дихазиев, каждый из которых состоит из 3—8 цветков. Цветение происходит в январе и в начале февраля. Цветки мелкие, беловатые, обоеполые, безлепестные. Чашечка сростнолистная, 6-лопастная. Тычинок 12, в двух чередующихся

кругах, прикрепленных к верхушке трубки чашечки у внешнего края толстого диска. С внешней стороны связника образуется полушаровидная клеточная масса (см. рис. 86), что и послужило французскому ботанику Ж. де Лабиллардьер (1806), впервые описавшему это растение, поводом назвать его цефалотусом (греч. kephalotos — головчатый). Гинецей апокарпный, из 6 плодолистиков, расположенных в одном кругу; плодолистики вытянуты в слегка согнутый столбик и на вентральной стороне верхней части покрыты очень мелкими рыльцевыми сосочками. В каждом плодолистике обычно 1 (редко 2) базальных семязачатков. Плод — многолистовка, созревающая в феврале или марте. Плодики покрыты отогнутыми вниз волосками; столбики остаются при плодах, удлиняются и крючковидно загибаются наружу. Волоски и крючковидный столбик способствуют зоохорному распространению. Семена с очень маленьким зародышем, окруженным обильным мясистым эндоспермом.

В строении и жизнедеятельности цефалотуса наибольший интерес вызывают кувшинчатые листья, морфологии и биологии которых посвящена довольно большая литература. Кувшинчатые листья состоят из яйцевидного кувшинчика длиной от 0,5 до 3 см и ориентированного почти перпендикулярно к ее оси волосистого черешка. В молодом состоянии кувшинчик закрыт крышечкой, впоследствии открывающейся. Кувшинчик с крышечкой являются результатом инвагинации пластинки листа. Как известно, листья типа асцидий (от греч. askidion — мешочек) встречаются иногда в качестве аномалий у растений с нормальными плоскими листьями, что вызвано неравномерным ростом тканей. У цефалотуса довольно часто встречаются аномальные листья, представляющие разные стадии превращения обыкновенного плоского листа в кувшинчатый лист, описанные английским ботаником А. Диксоном (1882). Они до некоторой степени соответствуют стадиями онтогенетического развития кувшинчика, впервые тщательно изученного немецким ботаником А. В. Эйхлером (1881).

Строение кувшинчатого листа цефалотуса настолько замечательно, что об этом нужно рассказать несколько подробнее. Эпидерма внешней поверхности кувшинчика, состоящая из толстостенных клеток, снабжена устьицами и погруженными желёзками. Кроме того, вдоль всей длины кувшинчика тянутся три несколько уплощенных гребня. На поперечном разрезе эти гребни более или менее Т-образные, особенно средний из них. Все три гребня покрыты длинными волосками. Но наиболее интересна внутренняя поверхность кувшин-

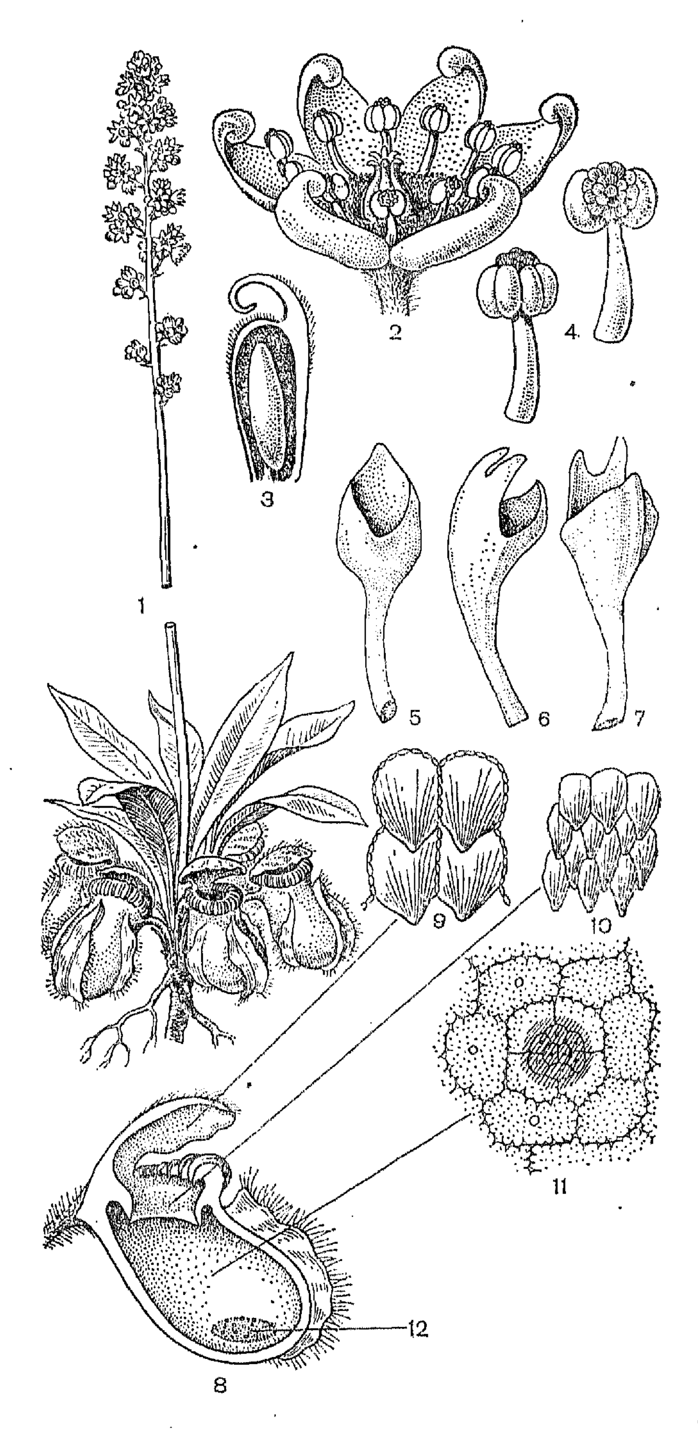



Рис. 86. Цефалотус мешочковидный (Cephalotus follicularis):

*1* — общий вид растения; *2* — цветок; *3* — продольный разрез плодолистика; *4* — тычинки; *5*, *6*, *7* — аномальные листья, представляющие разные стадии развития кувшинчика; *8* — продольный разрез кувшинчика; *9* — клетки внутренней поверхности крышечки; *10* — клетки поверхности воротничка; *11* — клетки и желёзка верхней части внутренней поверхности кувшинчика; *12* — железистый валик на внутренней поверхности кувшинчика.

чика, знакомство с которой мы начнем с его косо-вверх направленного отверстия, или зева. Край отверстия обрамлен довольно толстым ободком, или перистомом (от греч. peri — вокруг, около и stoma — рот), который прерывается лишь в месте отхождения крышечки. Ободок как бы рифленый, с чередующимися гребнями и желобками, причем каждый гребень образует когтевидный зубец, направленный книзу, внутрь урны (см. рис. 86). Зубцы темно-красного цвета и хорошо контрастируют со светло-зеленым цветом глубоких желобков.

Если теперь сделать продольный разрез кувшинчика, то в верхней его части мы увидим бледно-зеленый воротничок от 2 до 8 мм шириной, который является продолжением перистома и нависает своим нижним острым краем в виде карниза. Воротничок состоит главным образом из губчатой паренхимы, которая образует самую толстую часть стенки кувшинчика. Он покрыт очень своеобразными черепитчато налегающими друг на друга эпидермальными клетками, поверхность которых характеризуется тонкой радиальной штриховатостью. Каждая из этих клеток вытянута в направленный книзу остроконечный отросток. Вместе с когтевидными зубцами перистома эти отростки образуют «задерживающее кольцо», мешающее насекомому выбраться наружу, и «зону скольжения», способствующую его падению внутрь кувшинчика. Расположенная под воротничком внутренняя часть кувшинчика состоит из паренхимных клеток с волнистыми стенками. В этих клетках часто содержится темно-красный пигмент. За исключением узкой полоски, лежащей непосредственно под карнизом воротничка, в верхней половине этой части полости кувшинчика имеются многочисленные небольшие погруженные желёзки, которые по направлению вниз (т. е. к той части кувшинчика, которая расположена ближе к земле) постепенно становятся более крупными. Эти желёзки выделяют протеолитический экзофермент протеазу, т. е. несут чисто пищеварительную функцию. По обе стороны нижней половины этой зоны полости кувшинчика имеется по одной косо расположенной темно-красной выпуклости или валика, содержащей многочисленные крупные погруженные пищеварительные желёзки. Особенно богата желёзками верхняя часть валика. Эти желёзки играют главную роль в переваривании попавших в западню насекомых. Нижняя часть валика, покрытая эпидермой с волнистыми клеточными стенками, снабжена исключительно большим числом устьиц. Эти устьица, однако, необычного типа. Их замыкающие клетки потеряли способность к тургорным движениям, и отверстие устьица все время широко открыто. В сущности это уже не настоящие устьица. Известный немецкий ботаник К. Гёбель (1891), впервые описавший эти своеобразные структуры, назвал их «водными порами», т. е. гидатодами. Весьма вероятно, что нижняя часть кувшинчика наполняется жидкостью именно через эти гидатоды, хотя не все исследователи с этим согласны. Самая нижняя часть внутренней поверхности кувшинчика совершенно лишена желёзок.

Не менее интересно строение крышечки кувшинчика, являющейся немаловажной частью ловчего аппарата. По верхней стороне крышечки проходят однажды или дважды вильчатые радиальные участки зеленой ткани. Эпидерма этих участков состоит из клеток с более или менее волнистыми краями и снабжена волосками. Эта ткань снабжена как привлекательными для насекомых (аттрактивными) погруженными желёзками, так и устьицами. С внутренней стороны крышечки она темно-красная. Промежутки между зелеными участками лишены хлорофилла и устьиц, но с желёзками. В отличие от зеленых участков клетки эпидермы здесь прямые. Насекомым эти почти полупрозрачные участки кажутся открытыми. В своих попытках выбраться из ловушки они, налетая на эти участки, отталкиваются от них и погружаются в полость кувшинчика. Края крышечки волнистые. Черепитчато налегающие друг на друга, эпидермальные клетки внутренней стороны крышечки вытянуты каждая в отросток, который направлен вниз, к основанию крышечки. Эти клетки, подобно эпидермальным клеткам воротничка, с тонкой штриховкой, сходящейся к концу отростка (см. рис. 85). Между эпидермальными клетками находятся аттрактивные желёзки, сходные с желёзками внешней стороны крышечки.

Кувшинчатые листья цефалотуса представляют собой чрезвычайно остроумную западню для насекомых. Три плоских гребня, проходящих вдоль кувшинчика, вероятно, облегчают ползающим насекомым доступ к зеву кувшинчика. Пестрая окраска кувшинчика и обилие желёзок имитируют цветок и служат таким образом приманкой для летающих насекомых. Соблазнившись выделениями этих желёзок, насекомое двигается по направлению к зеву кувшинчика и приближается к его полости, где, как указывает А. Дж. Хамилтон (1904), изучавший биологию цефалотуса в природе, насекомое долгое время лижет поверхность воротничка, прежде чем идти дальше вниз. Попав на внутреннюю сторону очень гладкого и скользкого зева урны, оно легко соскальзывает вниз и почти неизбежно становится жертвой цефалотуса. Основными жертвами це-

фалотуса являются муравьи. Насекомые перевариваются как ферментами, выделяемыми поверхностью кувшинчика, так, вероятно, и бактериями. В урне находят хитиновые остатки насекомых, что говорит о том, что железки цефалотуса не выделяют хитиназы.

## СЕМЕЙСТВО КРЫЖОВНИКОВЫЕ (GROSSULARIACEAE)

К относительно небольшому семейству крыжовниковые принадлежит только один род *смородина* (Ribes), включающий более 150 видов распространенных в умеренно теплых и субтропических областях северного полушария, а также в горных районах Центральной и Южной Америки до Огненной Земли. Правда, один из подродов этого очень полиморфного рода нередко выделяется в самостоятельный род *крыжовник* (Grossularia) и действительно имеет ряд особенностей, отличающих принадлежащие к нему виды от других смородин.

Все крыжовниковые — кустарники с очередными пальчатолопастными листьями без прилистников. Как и многие кустарниковые виды других семейств (например, виды шиповника — Rosa), смородины имеют длительно живущие подземные стволики, которые ежегодно дают неразветвленные вегетативные побеги. На следующий год эти побеги ветвятся и становятся репродуктивными побегами. После 4—8 лет жизни они отмирают, так что кусты смородин и крыжовников постоянно обновляются. Ветви некоторых смородин, в особенности принадлежащих к крыжовникам, покрыты шипами — выростами коры, из которых наиболее крупные в числе 1 или 3 (реже 5) располагаются в узлах стебля под основанием листьев. Эти шипы хорошо защищают растение от поедания травоядными животными.

Цветки крыжовниковых обычно небольшие, 4—5-членные и расположенные кистями, у крыжовников редуцированными до 1—3 цветков. Чашелистики у всех видов срастаются основаниями в трубку и часто лепестковидно окрашены; лепестки очень мелкие (нередко в виде чешуек), свободные; тычинки чередуются с лепестками; гинецей паракарпный, из 2 плодолистиков. Некоторые виды, в том числе *смородина черная* (Ribes nigrum), могут самоопыляться, но преобладают перекрестно опыляющиеся виды. Во многих случаях перекрестному опылению способствует протогиния, особенно хорошо выраженная у *смородины красной* (Ribes rubrum) и *крыжовника обыкновенного* (R. uva-crispa, или Grossularia reclinata). Имеются и двудомные виды, к которым принадлежит, например, *смородина альпийская* (R. alpinum). Опылители большинства видов смородин не специфичны, и ими могут быть различные перепончатокрылые, мухи и жуки. Цветки видов с длинной и узкой трубкой чашечки, например у *смородины золотистой* (R. aureum), опыляются длиннохоботковыми пчелами. В горных районах Америки имеются виды, опыляемые колибри, например особенно крупноцветковая *смородина красивая* (R. speciosum) с далеко выступающими из околоцветника нитями тычинок.

Завязь у крыжовниковых нижняя, и образующиеся позднее плоды — различным образом окрашенные ягоды — несут на своей верхушке засохшую чашечку. У большинства собственно смородин между цветками и цветоножкой имеется сочленение, по которому зрелые ягоды легко опадают, а у крыжовников такого сочленения нет и ягоды долго сохраняются на цветоножках. Имеется и другое различие: ягоды типичных смородин почти всегда шаровидные, голые, а ягоды крыжовников обычно имеют широкоэллипсоидальную форму и бывают покрыты щетинками или железистыми волосками. Все виды семейства распространяются с помощью птиц, а отчасти также других животных, поедающих ягоды.

Многие из видов крыжовниковых — широко культивируемые ягодные кустарники, имеющие большое хозяйственное значение. Из них крыжовник обыкновенный представлен множеством сортов, которые делятся на 3 основные группы, различающиеся по цвету ягод (зеленые, желтовато-белые, черные или красные), их форме и величине, а также по присутствию или отсутствию на них щетинок и железистых волосков. Многочисленными сортами представлены и культивируемые смородины: черная, красная, золотистая. Для черной смородины, кроме черных ягод в немногоцветковых кистях, очень характерно присутствие на нижней стороне листьев и других частях растения желтоватых желёзок, выделяющих ароматические вещества. Поэтому листья черной смородины часто используют в качестве ароматизирующего средства при консервации овощей и грибов. Не менее богатая витаминами красная смородина имеет красные, реже желтовато-белые ягоды в многоцветковых кистях. Реже используются красные или черные ягоды североамериканской смородины золотистой, которая чаще разводится в качестве декоративного растения, имеющего золотисто-желтые цветки с приятным запахом. Многие другие дикорастущие виды смородины (некоторые из них встречаются и в культуре) также имеют вполне съедобные, богатые витаминами ягоды. Из декоративных смородин можно отметить еще *смородину кроваво-красную* (R. sanguineum) с красивыми пурпурными цветками.

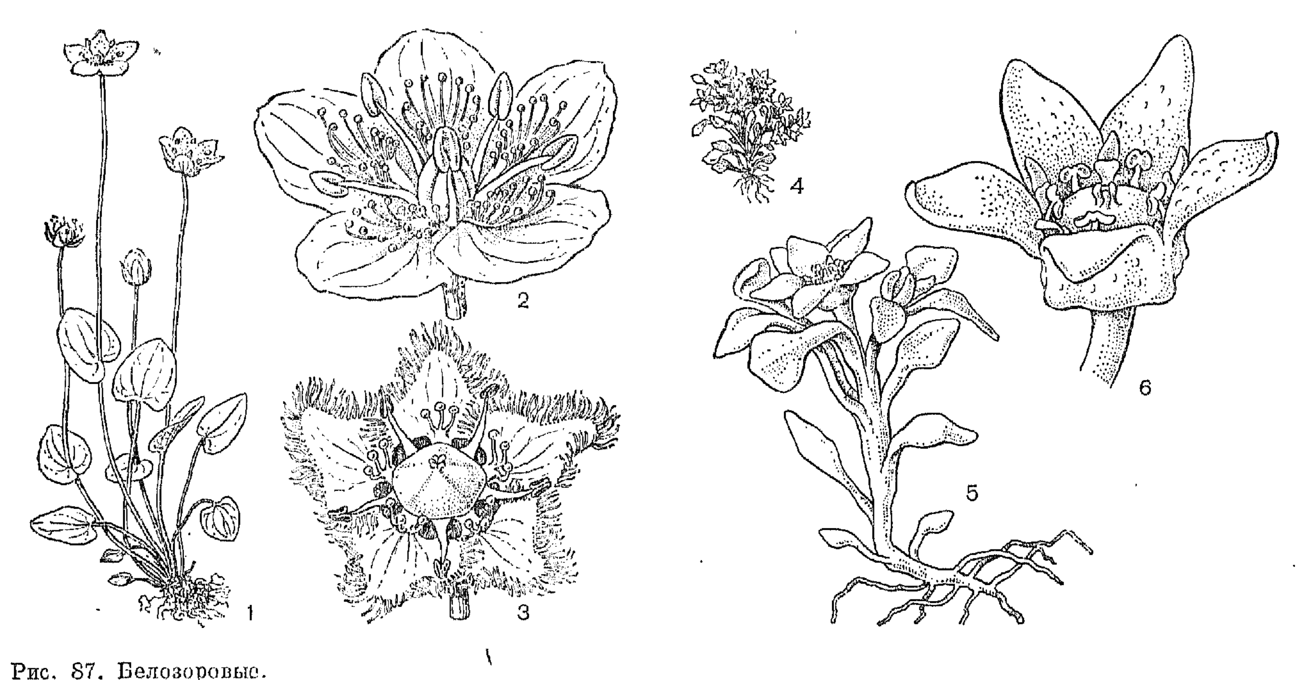



Рис. 87. Белозоровые.

Белозор болотный (Parnassia palustris): *1* — общий вид растения; *2* — цветок (видны тычинки и стаминодии). Белозор альпийский (P. alpicola): *3* — цветок с бахромчатыми лепестками. Лепуропеталон лопатчатый (Lepuropetalon spathulata): *4* — общий вид растения; *5* — отдельный побег; *6* — цветок к концу цветения.

## СЕМЕЙСТВО БЕЛОЗОРОВЫЕ (PARNASSIACEAE)

Небольшое семейство белозоровых включает два рода (рис. 87) — *белозор* (Parnassia), насчитывающий более 50 видов, и монотипный род *лепуропеталон* (Lepuropetalon). Ареал рода белозор — внетропическая зона северного полушария. Единственный вид рода лепуропеталон — *лепуропеталон лопатчатый* (L. spathulata) — распространен на юго-востоке Северной Америки, в Мексике и в Чили, где он достигает 30° ю. ш. Северная граница ареала семейства проходит в Арктике (70—80° с. ш.), куда заходит *белозор Коцебу* (P. kotzebuei).

Представители семейства — многолетние (белозор) или однолетние (лепуропеталон) травы высотой 2—30 см, с простыми, иногда ветвистыми, многочисленными или одиночными стеблями. Растения, как правило, имеют черешчатые прикорневые листья, образующие розетки, и сидячие стеблевые листья (у некоторых видов листья стеблеобъемлющие) без прилистников. Цветки одиночные на верхушке стебля (белозор) или в пазухах прикорневых листьев (лепуропеталон), актиноморфные или слабозигоморфные, обоеполые. Чашелистиков и лепестков по 5. Цельнокрайние или бахромчатые по краю лепестки обычно длиннее чашелистиков (белозор) или редко короче, недоразвиты или даже отсутствуют (лепуропеталон). Тычинок 5, чередующихся с лепестками и с 5 стаминодиями. Пыльники яйцевидные (белозор) или шаровидные (лепуропеталон). Гинецей паракарпный, из 3—4 плодолистиков; столбики очень короткие или отсутствуют, с 3—4 свободными комиссуральными рыльцами; завязь верхняя, или полунижняя (белозор), или же нижняя (лепуропеталон), одногнездная, в которой развиваются многочисленные семязачатки на 3 или 4 постенных плацентах. Плод — коробочка, раскрывающаяся 4 створками, со многими мелкими семенами, с цилиндрическим зародышем и очень скудным эндоспермом или без него. Характерным признаком семейства белозоровых являются также вместилища танина в специальных клетках эпидермы листьев.

Главные центры распространения рода белозор — Восточная Азия и Северо-Западная Америка. В Европе, в Средиземноморье и в Западной Азии растет только *белозор болотный* (Parnassia palustris, рис. 87). Все виды белозора — обитатели влажных лугов или даже болотистых мест низменностей и особенно высокогорий. Встречаясь иногда и на более сухих лужайках в горах, они указывают в этих случаях на присутствие грунтовых вод.

Латинское название белозора — Parnassia — происходит от упоминаемой уже у Диоскорида «парнасской травы» с плющевидными листьями и белыми цветками.

Биология цветения и устройство цветка очень детально изучены у белозора болотного. Уже давно известно, что белозор — насекомоопыляемое растение. Его белые, довольно крупные цветки (диаметром до 1 см) с темными жилками на лепестках хорошо заметны для насекомых. В цветке же особенно привлекательны для насекомых стаминодии. Каждый из них состоит из короткого стебелька, расширяющегося в мясистую пластинку, рассеченную затем на тонкие длановидные дольки, заканчивающиеся золотисто-желтыми блестящими шариками, очень похожими на капельки меда. Эти чисто морфологические, структуры, называемые в литературе «желёзками», ничего, однако, не выделяют и не имеют запаха. Нектар же в небольшом количестве выделяется в двух маленьких углублениях на верхней стороне пластинки стаминодия. Но именно круглые блестящие желтые «желёзки» привлекают насекомых. Было замечено, что насекомые из семейства сирфидиевых (Syrphidae) сферофория скрипта (Sphaerophoria scripta), питающаяся пыльцой, или сиритта пипиенс (Syritta pipiens), прилетающая на белозор за нектаром, сначала «пробуют» эти более заметные части цветка. Получается, что цветок больше обещает, чем может дать, за что его называют «цветком-обманщиком». Иногда притягательность стаминодиев для насекомых объясняется не только внешним видом, имитирующим капельки меда, но и следами пыльцы или нектара, оставляемыми на них предыдущими насекомыми. Во всяком случае, стаминодии способствуют тому, что насекомые дольше остаются на цветке и больше двигаются, что повышает шансы опыления.

Важным приспособлением для перекрестного опыления у белозора является также дихогамия его цветка, хорошо выраженная протандричность. Рассмотрим детально все фазы цветения. Когда цветок раскрывается, рыльце еще не развито, тычинки очень короткие и прижаты к яйцевидной завязи. Затем в течение пяти дней тычинки начинают вытягиваться, но не одновременно, а по одной в день. В первый день достигает максимальной длины тычинка, противостоящая наружному чашелистику; при этом она загибается внутрь так, что пыльник оказывается как раз над вершиной завязи, прикрывая место будущего рыльца. Когда пыльник раскроется вверх и наружу, пыльца неизбежно попадет на насекомое, которое посетит цветок, но на рыльце, даже если бы оно уже и существовало, пыльца не может попасть, так как оно защищено тыльной частью пыльника. Продержавшись один день в таком положении, тычинка отгибается к периферии, уступая место следующей по очереди, и увядает. Через пять дней все тычинки, повторив по очереди эти движения, оказываются отогнутыми кнаружи цветка, и вскоре пыльники опадают. На шестой день тычинки увядают, рыльце еще не созрело. С седьмого дня начинается развитие крупного четырехлопастного слегка неправильного сидячего рыльца. Такой строгий ритм в развитии цветка белозора послужил поводом для еще одного его названия — «цветок, который сообщает свой возраст». Все эти особенности развития цветка направлены на обеспечение перекрестного опыления насекомыми.

Плодоношение у белозора наступает в конце лета — осенью. Созревшая коробочка растрескивается на верхушке, и при раскачивании стебля из нее вылетают многочисленные мелкие семена, распространяемые в основном ветром.

Второй род семейства белозоровых — лепуропеталон. Его название происходит от греческих слов lepuron — шелуха, скорлупа и petalon — лепесток; оно говорит об очень маленьких лепестках, напоминающих белые чешуйки между толстыми долями чашечки. Лепуропеталон лопатчатый — крошечное мясистое растеньице, высотой не более 2 см, может служить примером одного из самых маленьких цветковых растений. Растет лепуропеталон на влажных песчаных почвах, на кладбищах, вдоль дорог, по краям обрывов. Растение мало изучено биологически. Известно только, что цветет оно ранней весной и что, по-видимому, является самоопылителем, так как замечено, что пыльники растрескиваются, когда они обращены к рыльцу, а в более позднюю стадию завязь увеличивается и отталкивает пыльники в стороны. Семена созревают весной, но прорастание их задерживается до середины зимы, когда состояние покоя нарушается, вероятно, в связи с увеличением длины дня.

## СЕМЕЙСТВО РОСЯНКОВЫЕ (DROSERACEAE)

К семейству относят 4 рода, включающие более 100 видов. Росянковые — многолетние корневищные болотные или водные травянистые растения (очень редко — полукустарники), обладающие специальными приспособлениями для ловли насекомых. Листья у них очередные, простые, цельные, обычно собраны в розетки и, как правило, усажены разнообразными железистыми волосками, щетинистыми выростами и чувствительными щетинками.

Цветки у представителей семейства актиноморфные, обоеполые, собраны в простые верхоцветные соцветия. Чашелистики более или менее сросшиеся у основания, лепестки свободные. Тычинок чаще всего 5, свободные или редко сросшиеся у основания. Гинецей обыч-

но паракарпный из 3 плодолистиков или лизикарпный из 5 плодолистиков, обычно со свободными столбиками. Завязь верхняя, с многочисленными или реже несколькими семязачатками. Плод — коробочка. Семена с маслянистым эндоспермом.

Три монотипных рода росянковых — *росолист* (Drosophyllum), *венерина мухоловка* (Dionaea) и *альдрованда* (Aldrovanda) — имеют более или менее узкое распространение. Самый же крупный род семейства — *росянка* (Drosera), насчитывающий до 100 видов, является космополитом. Представители этого рода встречаются почти во всех климатических поясах обоих полушарий. Особенно много видов росянок произрастает в Австралии и в Новой Зеландии.

Росянки — многолетние, как правило, болотные травы с коротким ползучим или клубневидным корневищем и розеткой прикорневых листьев, покрытых красноватыми железистыми ловчими волосками-щупальцами с красной железистой головкой, выделяющей липкий секрет.

Мелкие цветки собраны в конечные негустые кистевидные или метельчатые соцветия; не сросшиеся белые лепестки цветка росянки при основании вытянуты в желтоватый ноготок. Шаровидная завязь несет 3 столбика, иногда 5, каждый из которых разделен наверху на два лопатчатых рыльца, в зрелом состоянии покрытых чрезвычайно липкими выделениями. Когда цветок раскрыт, рыльца в нем размещены горизонтально, а тычинки, наоборот, подняты вертикально, перекрещиваясь с рыльцами под прямым углом, и пыльники таким образом оказываются над рыльцами. При закрывании цветка пыльца из пыльников высыпается на рыльца, отчего происходит самоопыление. Чашечка цветка трубчато-колокольчатая, немного короче лепестков. Плод — коробочка, открывающаяся 3—5 створками, одетая остающимися чашечкой и венчиком. Семена многочисленные, светло-бурые, почти гладкие.

В СССР произрастают 4 вида росянок, из которых наиболее широко распространена *росянка круглолистная* (D. rotundifolia, табл. 24). Это чрезвычайно мелкое растение особенно часто встречается в северных и центральных районах нашей страны, в основном по торфяным болотам. Округлые листья собраны в прикорневую розетку. Вся верхняя сторона и края каждого листа усажены волосками-щупальцами с красной железистой головкой. В центре листа железистые волоски короткие, а по краям более длинные. Головку волоска окружает прозрачная капелька густой липкой тягучей слизи. Мелкие мухи или муравьи, привлеченные блеском этих капелек, садятся или вползают на лист и прилипают к нему. Насекомое мечется и бьется, пытаясь освободиться из ловушки, и при этом неизбежно задевает за соседние липкие капли. Все волоски потревоженного листа изгибаются навстречу добыче и скоро обволакивают ее слизью. Раньше считалось, что насекомые просто прилипают к этой слизи, но недавно ученым удалось выделить из сока росянки два вещества (одно из них — алкалоид кониин), относящиеся к классу аминов, которые оказывают парализующее действие на насекомых. Край листа медленно загибается и покрывает свою добычу, которая здесь же вскоре начинает перевариваться. Этот процесс возможен благодаря тому, что слизь железистых волосков содержит пищеварительные ферменты, напоминающие по составу пищеварительный сок животных. Как указывает английская исследовательница И. Хеслоп-Харрисон (1976), биохимическими исследованиями определены следующие ферменты, вырабатываемые и выделяемые желёзками насекомоядных растений: пероксидаза, альбонуклеаза, липаза, эстераза, кислая фосфатаза, амилаза. В слизи также обнаружены кислые полисахариды, состоящие из ксилозы, маннозы, галактозы и глюкуроновой кислоты. Под действием такого сложного секрета за сравнительно короткое время насекомые разлагаются и постепенно всасываются теми же желёзками внутрь растения.

Какой же фактор приводит железистые волоски листа в движение? Профессор Н. Г. Холодный (1948) считает, что такая реакция наблюдается в тех случаях, когда вслед за механическим раздражением листа следует его химическое раздражение, вызываемое веществами, диффундирующими из тела пойманного насекомого. Оказывается, лист росянки не только чувствует груз упавшего на него тела, но даже воспринимает его запахи.

Поскольку способность питаться животной пищей выработалась у росянковых как своеобразное приспособление к исключительно обедненному субстрату, растение извлекает из пойманных насекомых прежде всего соли натрия, калия, магния, фосфор и азот.

Через несколько дней после поимки насекомого лист постепенно раскрывается. На железистых волосках снова выступают прозрачные капельки слизи. Ловушка вновь приведена в боевую готовность.

Если же на лист росянки упадет кусок сухой травинки или еще что-нибудь несъедобное, волоски-щупальца только чуть-чуть дрогнут и снова останутся неподвижными. Ч. Дарвин отмечал, что падение на лист даже крупных тяжелых капель дождя не вызывает движения волосков. Однако капля слабого раство-

ра аминокислот или аммиака является для листа сильным раздражителем.

Цветение росянки круглолистной может продолжаться в течение всего лета. Белые мелкие цветки этого энтомофильного растения поднимаются над розеткой листьев на длинном цветоносе. Осенью вызревают плоды-коробочки, заполненные семенами, у которых между эндоспермом и семенной оболочкой имеется воздушная полость; легкие, надутые воздухом семена росянки, не превышающие в поперечнике 0,2 мм, распространяются на большие расстояния в основном с водой, так как способны долго плавать на ее поверхности, не теряя всхожести.

Многие виды росянок, произрастающих в тропических странах, крупнее своих северных сородичей и могут ловить более крупных насекомых. Длинные волоски этих видов, окружающие центр листа, торчат во все стороны, как щупальца гидры. Они особенно быстро реагируют на любое, самое слабое прикосновение. В Австралии, например, произрастает *росянка гигантская* (D. gigantea), вполне оправдывающая свое название. Ее гибкий крепкий восходящий или цепляющийся стебель достигает в длину 60—100 см. Нижние стеблевые листья редуцированы до жестких шиловидных чешуек. По описаниям В. И. Талиева (1903) и Ф. Ллойда (1942), это своеобразное растение со своими растопыренными ветвями, усаженными длинночерешковыми ловчими листьями, подобно паутине, обладает обширной улавливающей поверхностью.

Близкий к росянкам полукустарник *росолист лузитанский*, или «*португальская мухоловка*» (Drosophyllum lusitanicum), встречается в Испании, Португалии и Марокко, преимущественно на сухих каменистых почвах, обладая хорошо развитой корневой системой. От короткого, прямостоячего, в нижней части одревесневшего стебля отходят в сторону и вверх до двух десятков длинных узких линейных листьев, желобчатых сверху и выпуклых снизу. Их верхняя поверхность и края густо усыпаны ловчими желёзками двух форм: сидячими и на ножках. Последние постоянно выделяют чрезвычайно липкую густую слизь, содержащую кислые полисахариды, к которой насекомые, даже крупные, накрепко приклеиваются; при этом и железистые волоски, и сами листья остаются неподвижными.

Выделение пищеварительных ферментов производят только сидячие желёзки, и лишь после того, как они получат раздражение от движения пойманного насекомого; кислое содержимое железистых волосков, попадая на сидячие желёзки, усиливает их секреторную функцию. Как указывает Н. Г. Холодный (1948), переваривающая способность росолиста чрезвычайно

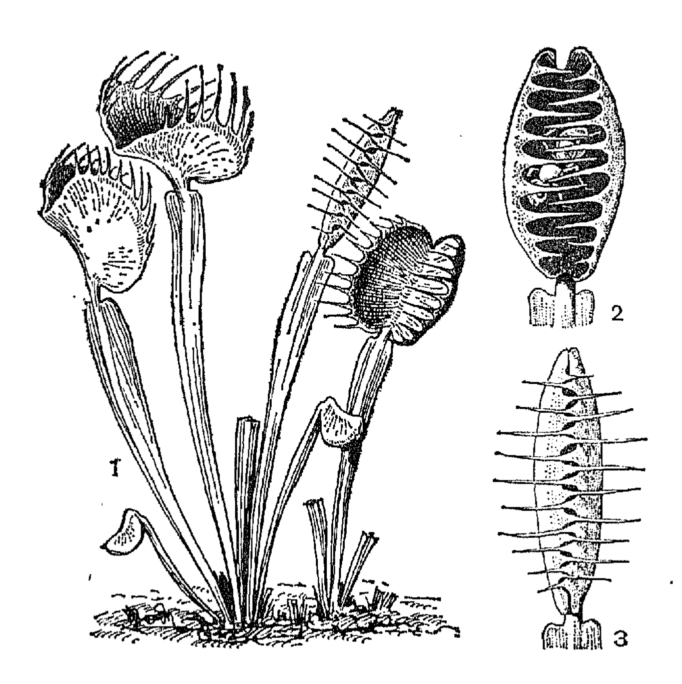



Рис. 88. Венерина мухоловка (Dionaea muscipula):
1 — общий вид растения; 2 — полузакрытый лист; 3 — закрытый лист.

велика: в течение дня одно растение средней величины успешно справляется с добычей, состоящей из нескольких десятков крупных мух и других насекомых. Поглощение продуктов распада осуществляется, вероятно, желёзками обеих форм. По данным И. Хеслоп-Харрисон (1978), секреторные желёзки всегда находятся в более или менее прямой связи с сосудами, питающими лист. В головку желёзки проходит пучок трахеид, связанный с проводящими сосудами ножки желёзки, которые, в свою очередь, входят в сосудистую систему листа.

Относящаяся к семейству росянковых *венерина мухоловка* (Dionaea muscipula, табл. 24) является эндемиком прибрежной части штата Северная Каролина в США. Она приурочена к скудным песчаным почвам с высоким уровнем грунтовых вод и нуждается в интенсивном освещении. Крупные белые цветки собраны в конечные малоцветковые соцветия на верхушке цветоноса.

Плод — неравномерно растрескивающаяся коробочка, заполненная двумя десятками блестящих черных семян и окруженная увядшими лепестками.

Хорошо развитые экземпляры венериной мухоловки могут переносить без вреда для себя как засуху, так и временное затопление. Листья этого растения, чуть приподнятые над землей, собраны розеткой вокруг длинного цветоноса (рис. 88). Черешок листа плоский и широкий, а пластинка листа превратилась в две ок-

руглые створки, лежащие под углом друг к другу; они снабжены по краям длинными крепкими зубцами. На верхней поверхности обеих половинок листа торчат вверх по три чувствительных волоска. Лишь только насекомое коснется одного из волосков, створки мухоловки стремительно захлопываются. При этом зубцы их заходят друг за друга, образуя подобие решетки. Если добыча мала, она может выползти из ловушки, но если внутри створок оказалось насекомое толще 3—4 мм, оно неизбежно погибнет. Чем отчаяннее бьется оно в западне, тем крепче сжимаются створки листа, все сильнее прилегая одна к другой и сдавливая добычу. Верхняя (т. е. внутренняя) поверхность листа усеяна мелкими красными желёзками, выделяющими жидкость, которая содержит пищеварительные ферменты и муравьиную кислоту.

Е. В. Гравс (1958) дает обзор гипотез, пытающихся объяснить механизм столь редко встречающегося в природе явления — мгновенного закрывания ловчего аппарата. Наиболее вероятной из них кажется гипотеза о распространении двигательного стимула путем передачи электрической энергии; в листе венериной мухоловки при раздражении происходят электрофизиологические явления, напоминающие процессы, которые наблюдаются при передаче возбуждения в нервно-мышечном аппарате животных. По представлениям других ученых, вещества, извлекаемые желёзками из тела насекомого, являются источником химического раздражения, вызывающего движение листа.

Как указывают Ф. Т. Лихтнер и С. Е. Вильямс (1977), а также И. Хеслоп-Харрисон (1978), тесно захлопнувшиеся ловушки растения удерживаются в таком состоянии довольно долго, обычно не менее 40 ч. При этом муравьи, составляющие в природе примерно одну треть всей добычи, остаются живыми в течение 8 ч и лишь после выделения желёзками кислой жидкости погибают. Причиной сохранения створок листа закрытыми авторы считают механическое раздражение живыми муравьями чувствительных волосков. Когда начинается переваривание насекомых, в растворе появляются ионы натрия, свободные аминокислоты и аммиак, являющиеся химическим стимулом, который поддерживает лист в закрытом состоянии.

По истечении определенного срока лист венериной мухоловки снова раскрывается, желёзки на его поверхности восстанавливаются и готовы к повторному функционированию.

Единственным водным растением семейства росянковых является *альдрованда пузырчатая* (A. vesiculosa), спорадически распространенная во внутриконтинентальных прибрежных водах всех климатических поясов Земли, исключая самые северные районы. У нас в стране это миниатюрное растеньице можно встретить и в центральных районах европейской части, и на Кавказе, и в Средней Азии, и на Дальнем Востоке.

Совсем не имея корней, альдрованда свободно плавает в водоеме. Ее тонкий, слабо ветвистый травянистый стебель с мутовками из 7—9 листьев, похожих на листья венериной мухоловки, всегда находится под водой. Широкие плоские листообразные черешки листьев сужены возле листовой пластинки, где оканчиваются длинными шиловидными щетинками, которые, как пики, торчат во все стороны.

Листовая пластинка состоит из двух полукруглых, наклоненных одна к другой половинок. Это ловчий аппарат растения. Край листовой пластинки, усаженный заостренными одноклеточными волосками, загнут внутрь. Ближе к центру располагаются четырехлопастные крестовидные желёзки, которые выделяют слизь. В центральной части листовой пластинки, возле главной жилки, имеется множество сидячих округлых пищеварительных желёзок, а также большое количество чувствительных волосков.

Добычей альдрованы служат рачки, туфельки и другие микроскопические обитатели водоемов. Задевая чувствительные волоски листа, они вызывают его закрывание; чем лист моложе, тем он быстрее закрывается. Поэтому ловят животных главным образом молодые листья двух — четырех верхних мутовок. Животные, попавшие в западню, некоторое время продолжают там плавать, но лист смыкается все плотнее и плотнее, пока его плоские края не соприкоснутся. При этом в центральной части листа образуется пузыревидная полость, из которой вода постепенно исчезает, заменяясь воздухом. Как предполагает Н. Г. Холодный (1948), исчезновение воды в пузырьках объясняется всасывающей способностью всех желёзок, а появление воздуха там, вероятно, связано с процессом фотосинтеза в окружающих зеленых клетках листа, которые на свету выделяют кислород. Дольше всего вода сохраняется в углублениях возле жилки, в месте скопления пищеварительных желёзок, где и собираются все пойманные животные. Фабиан, Галан и Салагену (1968) обнаружили, что у альдрованды животная пища усваивается только в зрелых листьях-ловушках, откуда питательные вещества переносятся прямо к точкам роста растения, минуя фотосинтезирующие участки листьев. Незрелые ловушки пищи не усваивают. Многие листья, переварив свой первый улов, вскоре после этого отмирают. Но эту

убыль вполне компенсирует быстрое образование новых листьев.

В мелких озерках стариц на Волге или Амударье можно наблюдать, как плавающие у поверхности воды особи альдрованды выставляют на воздух свои мелкие одиночные цветки. Пригретые и обсушенные солнцем, цветки раскрываются, освобождая крупные пестики с пятью торчащими столбиками и сердцевидные пыльники, заполненные зрелой пыльцой. Альдрованда — перекрестноопыляемое энтомофильное растение. Поскольку насекомых над водой бывает не очень много, цветки ее часто остаются неопыленными и процент завязавшихся семян очень низок. Поэтому альдрованда размножается главным образом вегетативно. С наступлением осенних холодов на концах ее веточек образуются зимующие почки, состоящие из плотно прижатых друг к другу зачатков листьев. Отделившись от растения, эти почки падают на дно и там перезимовывают. Весной из них развиваются новые молоденькие растения, которые легче воды, а поэтому всплывают наверх. Легкие цепкие стебли альдрованды без труда пристают к телу водоплавающих птиц, которые могут перенести их в другой водоем и там стряхнуть в воду. Таким образом растение получает новое жизненное пространство для своего распространения. По мнению академика А. Л. Тахтаджяна (1966), семейство росянковых ближе всего стоит к семейству белозоровых (Parnassiaceae) и к семейству непентовых (Nepenthaceae).

### СЕМЕЙСТВО ГУННЕРОВЫЕ (GUNNERACEAE)

В семействе гуннеровых — один род *гуннера* (Gunnera), названный в честь норвежского ботаника Эрнста Гуннера (1718—1773). Этот род включает около 50 видов, распространенных в Южной и Центральной Америке, в Южной и Юго-Восточной Африке, на Мадагаскаре, в Тасмании, Новой Зеландии, на острове Новая Гвинея и на Гавайских островах. Обычно гуннеры — гигантские многолетние травы, растущие в сырых горных лесах и внешне напоминающие ревени. Только некоторые виды (например, в Новой Зеландии и на Огненной Земле) маленькие дернинообразующие растения. Листья у гуннер очередные, прикорневые, округлые или почковидные, иногда с лопастями или зубцами по краю, часто огромные (в поперечнике до 3 м), на черешках и часто снабжены чешуями.

На нижней поверхности листьев и особенно на погруженной в воду части черешков часто можно встретить колонии сине-зеленых водорослей ностока. Цветки очень мелкие, в крупных (до 2 м) безлистных ярко окрашенных метелках, обоеполые или однополые (нижние — женские, верхние — мужские). Чашелистиков 2, лепестков 2 или нет совсем, тычинки 2 с короткими нитями, гинецей состоит из 2 плодолистиков, завязь одногнездная с 1 семязачатком. Сочные, костянковидные, оранжевые или красные плоды, содержащие семена с обильным эндоспермом, охотно поедают рыбы и птицы.

В садах и парках Западной и Южной Европы около прудов высаживают одиночные крупные растения *гуннеры шероховатой* (G. scabra). На родине — это растение-великан. Рассказывают, что под одним ее листом от дождя могут укрыться сразу 3 всадника. В Европе гуннера не достигает таких исполинских размеров, однако экземпляры, имеющие в поперечнике 6 м, не являются большой редкостью. Корневище гуннеры используют для получения танинов (до 9% сухой массы), отвары корневищ африканской *гуннеры точной* (G. perpensa) служат для успокоения детей. Черешки листьев некоторых гуннер используют для приготовления овощных блюд.

## ПОРЯДОК РОЗОВЫЕ, ИЛИ РОЗОЦВЕТНЫЕ (ROSALES)

### СЕМЕЙСТВО РОЗОВЫЕ, ИЛИ РОЗОЦВЕТНЫЕ (ROSACEAE)

Семейство объединяет деревья, кустарники и травы с большей частью очередными, реже супротивными, простыми или сложными листьями, часто снабженными прилистниками. Цветки розовых актиноморфные, обычно обоеполые, с 5-членным (редко 3—4-членным или более чем 5-членным) околоцветником (рис. 89). Число тычинок, расположенных кругами, неопределенное, или в 2—4 раза превышает число лепестков, или редуцировано до 4—1. Чашелистики, лепестки и тычинки расположены по внутреннему краю более или менее ясно выраженной и обычно вогнутой, часто бокальчатой или блюдцевидной цветочной трубки — гипантия. Нижняя часть гипантия образована разросшимся цветоложем, а верхняя — сросшимися основаниями лепестков, чашелистиков и тычинок. Степень участия этих частей цветка в формировании гипантия у разных родов различна. В центре гипантия находится от 1 до многих плодолистиков. Плодолистики свободные, реже они срослись между собой, а иногда также с гипантием (у *яблони* — Malus, *груши* —

Рис. 89. Основные типы строения цветков и плодов розовых.

Спирея лежачая (Spiraea decumbens): *1* — ветвь с цветками; *2* — цветок; *3* — цветок в разрезе; *4* — плод-многолистовка. Сабельник болотный (Comarum palustre): *5* — побег с цветком; *6* — цветок; *7* — цветок снизу, видна чашечка с подчашием; *8* — разрез цветка; *9* — разрез через разросшееся коническое цветоложе, покрытое плодиками-орешками. Слива колючая, или терн (Prunus spinosa): *10* — ветвь с плодами; *11* — цветок; *12* — разрез цветка; *13* — разрез плода-костянки. Яблоня лесная (Malus sylvestris): *14* — побег с цветками; *15* — цветок; *16* — разрез цветка; *17* — плоды-яблоки; *18* — поперечный разрез плода; *19* — продольный разрез плода; *20* — отпрепарированная внутренняя хрящевая часть плодолистиков.

Pyrus и родственных им родов), образуя нижнюю или полунижнюю завязь. Семязачатки анатропные. Плоды розовых сухие или сочные, листовки, коробочки, орешки, костянки, яблоки. В формировании плода у многих родов участвует разрастающийся гипантий, составляющий основу адаптивности плодов к различным агентам распространения. Семена без эндосперма.

Это одно из крупных семейств цветковых растений, включающее около 100 родов и 3000 видов. Розовые распространены почти во всех областях земного шара, где могут расти цветковые растения, но основная их часть сконцентрирована в умеренной и субтропической зонах северного полушария. Они встречаются в самых разнообразных растительных сообществах и, хотя обычно не играют в них доминирующей роли, являются тем не менее одним из важнейших для нас семейств растений.

Большинство розовых являются энтомофильными растениями, но в строении цветка они не имеют ярко выраженных приспособлений к различным агентам опыления. Цветки их белые, розовые, ярко-красные, красноватые, реже желтые (но никогда не бывают голубыми). Многие вырабатывают большое количество пыльцы или выделяют нектар, доступный разным насекомым. Нектароносная ткань часто имеет форму утолщенного диска на внутренней поверхности гипантия между местом прикрепления тычинок и плодолистиков. Цветки довольно однообразны по строению, но зато плоды необычайно разнообразны и приспособлены к различным способам распространения (анемохории и различным формам зоохории).

На основании различий главным образом в морфологии плодов и в основных хромосомных числах семейство разделяется на 4 подсемейства: спирейные (Spiraeoideae) — плод — листовка, редко коробочка, основные хромосомные числа 8 и 9; розовые (Rosoideae) — плоды-орешки, многоорешки, многокостянки, часто с участвующим в образовании плода гипантием, основные хромосомные числа 7, 9, реже 8; яблоневые (Maloideae) — плод — яблоко, основное хромосомное число 17; сливовые (Prunoideae) — плод — костянка, основное хромосомное число 8.

Самыми примитивными розовыми являются спирейные. Это подсемейство представлено около 20 родами и примерно 180 видами, из которых около 100 видов принадлежат роду *спирея* (Spiraea), а в остальных родах насчитывается от 1 до 15 видов в каждом. Спирейные распространены преимущественно в северном полушарии: в Евразии (особенно в Восточной и Центральной Азии и в Гималаях) и в Северной Америке, причем большинство родов имеет локальное распространение в одной из названных областей и только роды спирея, *рябинник* (Sorbaria), *волжанка* (Aruncus) и *пузыреплодник* (Physocarpus) встречаются и в Старом и в Новом Свете. Немногие представители спирейных заходят в южное полушарие: виды азиатского рода *нейлии* (Neillia) доходят по горам до Суматры и Явы, а роды *квилаха* (Quillaja, рис. 90) и *кагенекия* (Kageneckia) распространены в горах Боливии, Перу и Чили.

Хотя большинство видов спирейных приурочено к Азии (такой перевес получается за счет рода спирея, из 100 видов которого только 13 встречаются в Северной Америке), более половины их родов (11) связано с Американским континентом. На территории Центральной Америки, Мексики и Южной Америки представлены группы архаических родов, несущих в себе черты нескольких подсемейств розовых и характеризующихся полным набором основных хромосомных чисел, встречающихся в семействе в целом (П. Голдблатт, 1976). По мнению английского ботаника Дж. Хатчинсона (1964, 1969), квилаха и близкие роды представляют самую примитивную группу розовых, имеющую много общего с диллениевыми, от которых, как предполагают, произошли розовые.

Спирейные — листопадные, реже вечнозеленые кустарники или невысокие деревья, многолетние травы или полукустарники с цельными или перистыми (редко тройчатыми — у американского *портерантуса трехлисточкового* — Portheranthus trifoliata) листьями, с прилистниками или без них (у спиреи и близких родов). Цветки в кистях, метелках, простых или сложных щитках. Гипантий плоский или колокольчатый, у рода квилаха — пятилопастный (см. рис. 90). Плодолистиков обычно 2—5, реже 1—8, свободных или более или менее сросшихся (у пузыреплодника, некоторых спирей и родов трибы квилаховых — Quillajeae). Плодолистики с двумя — многими, обычно висячими семязачатками. Плоды — листовки, раскрывающиеся по внутреннему шву и часто также дорсально. У родов *линдлейя* (Lindleya), *вокелиния* (Vauquelinia), *эксохорда* (Exochorda) плоды коробочкообразные, а у американского рода *голодискус* (Holodiscus) плод нераскрывающийся, односемянный.

Большинство спирейных обитают в горах, в лесном поясе и на открытых прогреваемых солнцем пространствах, по каменистым россыпям, склонам ущелий, берегам рек. В лесной зоне они входят в состав подлеска разных типов леса, в степях образуют кустарниковые заросли. Некоторые спирейные являются ксерофитами и могут расти даже в пустыне. В центре жаркой пустыни Бетпак-Дала растет замеча-

Рис. 90. Розовые.

Квилаха мыльная (Quillaja saponaria): *1* — ветвь с цветками; *2* — ветвь с плодами; *3* — цветок. Вокелиния калифорнийская (Vauquelinia californica): *4* — ветвь с плодами; *5* — цветок; *6* — цветок в разрезе; *7* — плод-многолистовка; *8* — семя, снабженное крылом.

тельный кустарник, реликт древней мезофильной лесной флоры, эндемик Казахстана *спиреантус*, или *таволгоцвет Шренка* (Spiraeanthus schrenkianus), с длинными и узкими (шириной до 0,5 см) перистыми листьями и крупными кистями бледно-розовых ароматных цветков. Виды южноамериканских вечнозеленых деревьев квилахи и кагенекии также приспособлены к жизни в условиях климата с выраженным сухим летним периодом и входят в состав формаций жестколистных кустарников. *Квилаха мыльная* (Q. saponaria, см. рис. 90) имеет глубокую корневую систему, достигающую влажных слоев почвы, и кожистые листья ксероморфной структуры с толстой кутикулой и многослойной палисадной тканью. Для преодоления водного стресса в засуху квилаха летом сбрасывает до 60% листьев, уменьшая испаряющую поверхность. Семена ее прорастают сразу, без периода покоя, используя кратковременный влажный сезон.

Цветки спирейных, часто сильно пахнущие, выделяют нектар, доступный многим насекомым. Посещают цветки короткохоботковые пчелиные, мухи, жуки. Защита семязачатков от повреждения достигается тем, что они расположены на дне более или менее вогнутого гипантия. Раскрывание пыльников происходит постепенно. Характерна протогиния. В результате сильного удлинения тычиночных нитей может происходить и самоопыление. У некоторых видов цветки однополые (у кагенекий, *сибирки* — Sibiraea, эксохорды, волжанки), растения при этом могут быть однодомными или полигамно-двудомными.

Семена спирейных высыпаются на землю при растрескивании плодов. Они распространяются воздушными потоками, чему способствуют их небольшой размер и рыхлая семенная оболочка, наличие крыла у крупных семян трибы квилаховых или длинных волосков на плодике (голодискус). У пузыреплодника листовки вздуты, что позволяет им летать как маленьким воздушным шарам.

Виды спиреи (особенно *спирея средняя* — Spiraea media и *спирея иволистная* — S. salicifolia), рябинника, пузыреплодника, волжанки, прекрасных крупноцветковых эксохорд давно и прочно вошли в садово-парковую культуру. Их выращивают в групповых и одиночных посадках, иногда на каменистых горках (альпийский карликовый кустарник *спирея лежачая* — S. decumbens, см. рис. 89). Высушенную внутреннюю кору квилахи мыльной, или чилийского мыльного дерева, содержащую до 10% сапонинов, издавна применяют в качестве нейтрального мягко действующего моющего средства. В Европу она поступает в виде тонких длинных пластин, поблескивающих от кристаллов оксалата кальция. Она находит также применение в производстве туалетной воды, зубных паст. В медицине ее применяют в виде водного

экстракта или спиртовой настойки в качестве отхаркивающего средства.

Подсемейство розовые, включающее около 50 родов и около 1700 видов, является самым крупным среди розоцветных. Наряду с монотипными родами древней трибы керриевых (Kerrieae), обитающими в реликтовых убежищах Восточной Азии (роды *керрия* — Kerria, *родотипос* — Rhodothypos) и на востоке Северной Америки (род *невиусия* — Neviusia), в подсемейство входят роды с большим количеством видов и очень широким распространением. Это прежде всего космополитный род *рубус* (Rubus), содержащий не менее 250 видов (не считая многочисленные апомиктические микровиды), роды *манжетка* (Alchemilla, около 250 видов), *лапчатка* (Potentilla, вероятно около 300 видов), *роза* (Rosa, не менее 200 видов), виды которых распространены по всей северной умеренной и отчасти в арктической зоне и в горных областях тропиков. Представители подсемейства встречаются в самых различных растительных сообществах от тундр и высокогорий до бореальных и тропических горных лесов, где некоторые из них, как, например, *хагения абиссинская* (Hagenia abyssinica) в тропической Восточной Африке, образуют верхнюю границу леса и являются местом обитания горных горилл. Виды манжеток, лапчаток, *дриад* (Dryas) достигают в горах пределов растительности, а некоторые виды этих и других родов достигают северных и южных пределов распространения цветковых растений в Арктике и Антарктике, встречаясь на островах Северного Ледовитого океана и на соседствующих с ледяной Антарктидой субантарктических островах (род *ацена* — Acaena). К розовым принадлежит и самый высокогорный представитель лиственных деревьев — южноамериканский род *полилепис* (Polylepis), обитающий в Андах на высоте до 5200 м над уровнем моря. Леса из полилеписа, существующие в суровых условиях с холодными летом и зимой, при постоянных иссушающих ветрах и физиологической сухости почвы, являются уникальным явлением в растительном мире. В умеренной зоне розовые наиболее обычны по открытым травянистым местам, в светлых лесах и на лесных опушках, по берегам рек и ручьев, по травяным болотам, в кустарниковых зарослях. Настоящих ксерофитов среди них мало. Это в основном кустарник *саркопотериум колючий* (Sarcopoterium spinosum) в Средиземноморье, кустарники из рода *маргирикарпус* (Margyricarpus) в Андах Южной Америки, колючелистные вечнозеленые кустарники африканского рода *клиффортия* (Cliffortia), очень близкий к розе пустынный род *хультемия* (Hulthemia), распространенный от Западного Ирана до Джунгарии, и некоторые другие. Мало среди розовых и настоящих гигрофитов, хотя встречаются обитатели болот.

Деревья в подсемействе редки. Невысокими деревьями являются виды африканского рода хагении и североамериканского *церкокарпуса* (Cercocarpus). Основную массу розовых составляют кустарники, полукустарники и травы. Наряду с кустарниками с многолетними надземными побегами в подсемействе представлен особый тип кустарника с сокращенным жизненным циклом надземных осей, характерный для рода рубус. Рубусы (малина, ежевика) имеют длительно живущий подземный стебель, на котором ежегодно формируется вегетативный, вначале почти травянистый побег — турион, из пазух листьев которого на следующий год образуются короткие генеративные побеги, дающие цветки и плоды. После созревания плодов весь побег на второй год отмирает, оставляя у своего основания почку возобновления побега следующего года. Этот тип кустарника является как бы переходным к многолетним травам, у которых надземная часть отмирает ежегодно.

В крайних условиях существования кустарники иногда принимают шпалерную форму роста. По щебнистым и каменистым участкам тундры, часто сплошь устилая камни и вершины холмов, ползут стебли простратного стланичка *дриады восьмилепестной* (Dryas octopetala, табл. 25). Главная ось дриады остается короткой и недоразвитой, но уже на втором году ее жизни из пазушных почек развиваются боковые полегающие побеги, ползущие во все стороны и превосходящие по длине главный побег. Вечнозеленые дриады с их мощной корневой системой играют большую роль при заселении голых скал и каменистых субстратов и закреплении осыпей.

Среди травянистых розовых изредка встречаются однолетники (некоторые манжетки, виды лапчаток), в большинстве же это корневищные многолетники, часто формирующие розетки и плагиотропные побеги, служащие для захвата территории и вегетативного размножения. Всем известны лишенные листьев надземные столоны (усы) лесной и садовой *земляники* (Fragaria), укореняющиеся верхушками и формирующие розетки листьев, из пазух которых вырастают новые столоны. С помощью столонов ползет во все стороны *гусиная лапчатка* (Potentilla anserina), *костяника* (Rubus saxatilis), *дюшенеа индийская* (Duchesnea indica) и другие виды розовых.

Листья розовых очередные (супротивные только у родов *родотипос* — Rhodotypos, *лайонотамнус* — Lyonothamnus, *потаниния* — Potaninia и *колеогине* — Coleogyne), простые

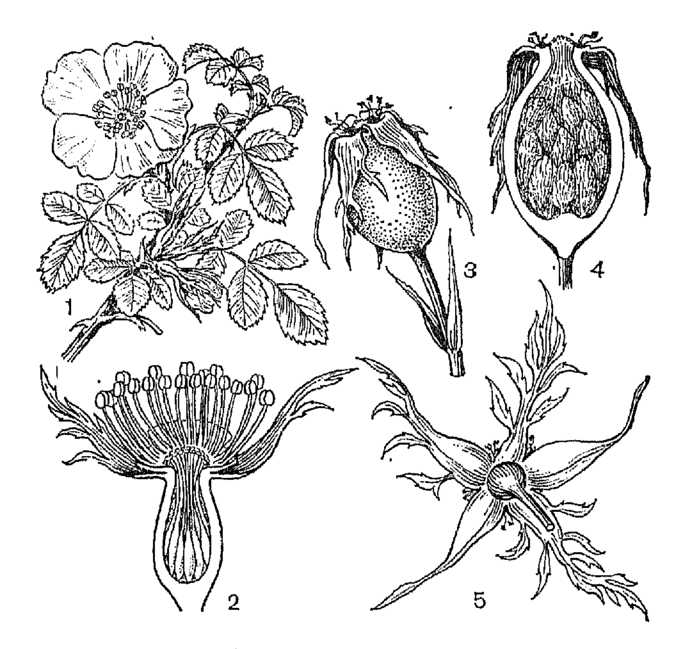



Рис. 91. Роза собачья (Rosa canina):

*1* — ветвь с цветком; *2* — разрез цветка; *3* — плод; *4* — разрез плода; *5* — чашечка с перистыми и цельнокрайными чашелистиками (в бутоне перистые края всегда расположены снаружи).

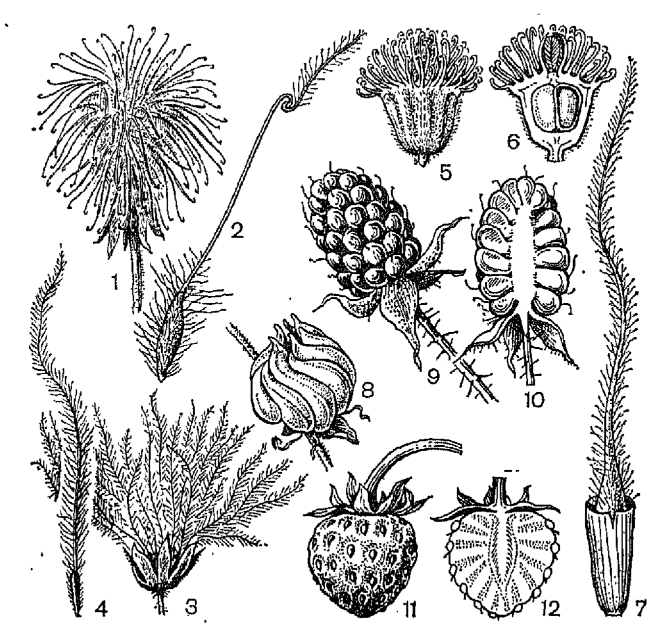



Рис. 92. Плоды розовых.

Гравилат речной (Geum rivale): *1* — многоорешек, состоящий из цепляющихся плодиков; *2* — отдельный плодик со столбиком из двух члеников, верхний из которых обламывается, а нижний остается при плоде в виде крючка. Дриада восьмилепестная (Dryas octopetala): *3* — многоорешек; *4* — отдельный плодик с перистым столбиком. Репейничек обыкновенный (Agrimonia eupatoria): *5* — плод, заключенный в щетинистый гипантий; *6* — разрез плода. Церкокарпус ладанниколистный (Cercocarpus ledifolius): *7* — плод с сохранившейся цветочной трубкой. Лабазник вязолистный (Filipendula ulmaria): *8* — листовковидные плоды. Логанова ягода (Rubus ursinus var. loganobaccus): *9* — плод, состоящий из совокупности сочных костянок; *10* — его разрез. Земляника лесная (Fragaria vesca): *11* — плод, состоящий из орешков, сидящих на мясистом цветоложе; *12* — разрез плода.

или сложные (перистые, пальчатые, тройчатые), обычно снабжены свободными или сросшимися и приросшими к черешку прилистниками. Черешки листьев и стебли у кустарников часто усажены шипами, возникающими как выросты эпидермы и подстилающих ее тканей. Цветки в открытых мало- или многоцветковых дихазиях, образующих часто щитковидные, метельчатые, кистевидные, колосовидные или головчатые соцветия. Иногда цветки одиночные. Гипантий блюдцевидный, колокольчатый, кувшинчатый или, иногда, выпуклый (лапчатка, рубусы, земляника). Чашелистиков 5(4), лепестков обычно тоже 5(4—9). У многих видов, особенно тех, у которых выражены прилистники, имеется наружная чашечка с долями меньшего размера, чем у основной чашечки. Характерное строение имеет спирально расположенная чашечка многих (но не всех) видов розы. Два нижних ее чашелистика перистонадрезаны или с придатками, несколько напоминают перистые вегетативные листья, два верхних цельнокрайные, а средний с придатками только с одной стороны (рис. 91). Тычинок от 1—4 (у манжеток, клиффортий) до неопределенного количества. Плодолистиков от 1 до множества, свободных между собой и от гипантия. Семязачатков 1—2, висячих или прямостоячих. Плодики односемянные, невскрывающиеся, орешки или костянки, а плод в целом многоорешек или многокостянка. Характерно участие гипантия в формировании плода. Орешки обычно заключены в разросшийся сухой (манжетки, *кровохлебки* — Sanguisorba, *репейнички* — Agrimonia, рис. 92) или мясистый (у видов розы, см. рис. 91) гипантий или сидят на выпуклом мясистом (у земляники) или губчатом (у лапчатки) цветоложе. Костянки сидят, как наперсток, на коническом выросте цветоложа (у малин) и иногда даже прирастают к нему (у ежевик).

При сухих плодах часто сохраняются и увеличиваются в размерах столбики, а также чашелистики.

Цветки многих видов выделяют нектар. Количество его очень разное: от обильного, образующего капли у некоторых рубусов, до едва заметного у лапчаток. Цветки иногда с выраженной протогинией или протандрией. Пыльники вскрываются все одновременно (у некоторых роз) или чаще сначала вскрываются пыльники наружных тычинок. Внутренние тычинки с еще закрытыми пыльниками постепенно раздвигаются по мере увеличения диаметра цветка и освобождают созревающие рыльца. Прилетающее насекомое, использующее рыльца как посадочную площадку, оставляет на них пыльцу других цветков, а пробираясь наружу, пачкается пыльцой этого же цветка. В пасмурную

погоду цветки полузакрыты, и тогда происходит самоопыление. У *вальдштейнии гравилатовидной* (Waldsteinia geoides) — травянистого европейского многолетника — у основания лепестков имеются ушки, которые навесом закрывают нектар в гипантии. У этого вида резко выражена протогиния: столбики с восприимчивыми рыльцами выдаются над цветком тогда, когда тычинки еще искривлены внутрь (как в бутоне) и пыльники их закрыты. Опылители (виды одиночных пчел и цветочницы) могут добывать нектар только через щели между ушками. У протандричных цветков *сабельника болотного* (Comarum palustre) пыльники растрескиваются сразу после раскрывания цветка и закрывают рыльца, которые к этому моменту еще не созрели. После засыхания пыльников тычиночные нити отклоняются наружу, освобождая в середине цветка пространство для теперь уже созревших, покрытых красными сосочками рылец.

У некоторых видов подсемейства цветки однополые или полигамные (у *морошки* — Rubus chamaemorus, дриады, у растущих на Канарских островах и на острове Мадейра видов *бенкомии* — Bencomia, у средиземноморского рода саркопотериум, африканского рода клиффортия и др.), растения при этом двудомные, реже однодомные или полигамно-двудомные. Популяции мужских и женских экземпляров могут быть разделены большими расстояниями, как это наблюдается у тундровой морошки или у клиффортии. Раздельнополость у видов трибы кровохлебковых (Sanguisorbeae) сопровождается переходом к ветроопылению и соответствующими морфологическими изменениями в структуре цветков. Если у энтомофильной *кровохлебки аптечной* (S. officinalis), имеющей обоеполые цветки, соцветия яркие красно-пурпурные, тычинки короткие, прямые, рыльца компактные, то у ветроопыляемых *кровохлебки малой* (S. minor), *кровохлебки гибридной* (S. hybrida) и других цветки лишены лепестков, собраны в зеленые на длинных ножках головки, тычиночные нити длинные, тычинки сильно выдаются над соцветием, а рыльца ветвящиеся, кисточковидные. В головке верхние цветки женские, средние обоеполые, нижние мужские. Ветроопыляемые кровохлебки растут обычно на открытых сухих пространствах, где свободно гуляет ветер, осуществляя опыление. Опыляются ветром и безлепестные цветки видов американских родов церкокарпуса и полилеписа, хагении и некоторых других розовых.

Наиболее процветающими в подсемействе являются, однако, роды, характеризующиеся редукцией опыления и переходом к апомиктическому размножению. Это прежде всего роды рубус, лапчатка, манжетка, роза. В подсемействе можно наблюдать разные формы апомиксиса. У облигатных апомиктов рода манжетка тычинки почти исчезли, а там, где сохраняются, они имеют пустые или с абортивной пыльцой пыльники. Но у большинства видов апомиксис частичный, наряду с апомиктическим развитием семян время от времени происходит нормальный половой процесс. Установлено, кроме того, что у лапчаток, рубусов апомиксис происходит по типу псевдогамии и опыление необходимо для нормального развития эндосперма. Тычинки у этих родов поэтому сохраняются и образуют нормальную пыльцу. Апомиксис способствует огромному многообразию самовоспроизводящихся форм, иногда с несбалансированными высокополиплоидными хромосомными наборами (соматические клетки некоторых облигатно-апомиктических манжеток имеют свыше 220 хромосом!). Число этих форм бесконечно увеличивается в результате случающегося время от времени полового процесса и гибридизации. Все это создает большие трудности для систематиков, работающих с этими родами.

Необычайно разнообразные приспособления наблюдаются у розовых в сфере распространения плодов. Ярко окрашенные, контрастные по отношению к листве плоды розовых хорошо заметны птицам. Плоды ежевики, малины, морошки, розы они поедают в огромных количествах и разносят на большие расстояния. С удовольствием поедают вкусные ароматные плоды розовых многие млекопитающие и рептилии. Плоды некоторых лапчаток, вальдштейний имеют у основания на перикарпии элайосомы — наполненные маслом тельца, которые любят муравьи, растаскивающие плодики на расстояние нескольких метров.

Другая группа плодов приспособлена к эпизоохории. Классическим примером этого типа плодов являются плоды ацены — циркумантарктического рода травянистых многолетников. Их прикрепляющий аппарат бывает двоякого происхождения. У *ацены восходящей* (Acaena ascendens) при плодах становятся острыми, колючими и отогнутыми на концах чашелистики, у других видов чашелистики травянистые, без шипов на концах, но зато вся чашечка усажена шипами с назад отогнутыми кончиками, действующими подобно маленьким гарпунам. При малейшем прикосновении собранные в головки плодики прикрепляются к шерсти животных или одежде. Избавиться от них бывает очень трудно. Основными распространителями таких плодов являются овцы и кролики, а также морские птицы, разносящие их на своем нижнем оперении по островам. В цепкости плодов широко распространенного в Европе и на Кавказе *репейничка обыкновенного* (Agrimonia eupatoria)

многие имели возможность убедиться на собственном опыте. Его плодики прикрепляются к проходящим мимо с помощью слегка загнутых щетинок, расположенных на верхней плоской поверхности твердеющего при плодах бороздчатого гипантия (см. рис. 92). У видов *гравилата* (Geum) цепляющийся крючок на орешке является нижним члеником столбика, удлиняющимся у плода, тогда как верхний членик обламывается в месте сочленения (см. рис. 92).

Плоды обитателей открытых мест, горных склонов часто распространяются ветром. Многие виды лапчаток, манжеток, *сиббальдий* (Sibbaldia) имеют очень мелкие плодики, легко подхватываемые порывами ветра и переносимые с одного места на другое. Виды гравилата, особенно из арктических и высокогорных областей, где мало крупных млекопитающих, имеют длинные перистоволосистые столбики на верхушках плодиков, действующие как летательный аппарат. Такие же столбики имеют виды дриад. Головки плодов таких растений часто выносятся высоко вверх на длинной ножке — гипофоре. Летательные устройства при плодах имеют горные *сиверсии* (Sieversia), обитатель Аризоны и Мексики *кауэния мексиканская* (Cowania mexicana), а также древесные роды церкокарпус и хагения. У церкокарпуса волосистый столбик достигает в длину иногда 5 см и закручен подобно штопору. У хагении при плодах разрастается наружная чашечка, крупные прямые чашелистики позволяют плоду планировать в воздухе, слегка вращаясь. У кровохлебок гипантий часто с крылатыми ребрами, что также увеличивает летучесть плода.

Все описанные типы плодов прекрасно распространяются по суше. Но у розовых есть также плоды, путешествующие по воде. Могут плавать до 15 месяцев плоды болотного сабельника, плоды некоторых лапчаток. А у восточноазиатской *розы морщинистой* (R. rugosa), растущей по морским берегам, плоды дрейфуют, как поплавки, в открытом море, пока течение и прибой не вынесут их на песчаный берег. Плотный восковой налет оберегает их от проникновения воды, а для равновесия служит плодоножка. Плавать могут и части растений, способные затем укореняться, например побеги дриад, особенно это характерно для арктических растений.

Большую роль в жизни розовых играет и вегетативное размножение. Очень многие травы расползаются с помощью плагиотропных побегов и подземных корневищ. Всем известны свойства малины и ежевики ускользать от места посадки на соседние территории. Подземные побеги малины проникают за любую преграду, а ежевика, укореняясь верхушками своих дугообразных надземных побегов, на открытых местах часто образует такие густые и колючие заросли, что преодолеть их бывает невозможно. Преимущественно вегетативное размножение характерно для арктической морошки. Цветки ее очень чувствительны к морозу, поэтому обильное плодоношение наблюдается редко. К тому же на сильно заросших сфагновых болотах мало места для прорастания семян. Ползучие побеги морошки пронизывают моховые болота во всех направлениях, на разной глубине и, выходя на поверхность, формируют однолетние наземные побеги, развивающие цветки и листья.

Подсемейство розовых дало человечеству огромное количество полезных растений. С древнейших времен население земного шара употребляет в пищу плоды многих рубусов: *малину* (виды подрода Idaeobatus), ежевику (темноплодные виды, относящиеся к подроду Rubus, особенно обильно представленные в Европе), *княженику* (Rubus arcticus, табл. 25) и морошку. Плоды этих диких видов столь вкусны, доступны и питательны, что селекция культурных форм началась сравнительно недавно. Интенсивная работа с культурой малины ведется около 150 лет. Культурные сорта малины происходят от дикой *обыкновенной малины* (R. idaeus) и от близкого к ней, иногда рассматриваемого как подвид американского вида *малины черноволосистой* (R. melanolasius) или от гибридов между ними. Ведется также селекция ежевик, плоды некоторых гибридных американских ежевик достигают в длину 5—6 см. Не менее популярна земляника, как все ее дикие виды (особенно *земляника лесная* — Fragaria vesca), так и культурная *земляника ананасная*, известная больше под неправильным названием *клубники* (F. ananassa), которая также является гибридом двух американских видов: *земляники чилийской* (F. chiloensis) и *земляники вирджинской* (F. virginiana), спонтанно возникшим в европейских садах в середине XVIII в. В настоящее время тысячи ее культиваров, размножаемых вегетативно, выращивают повсюду. Благодаря содержанию большого количества дубильных, флавоновых, пектиновых и других веществ, а также сахаров и кислот многие представители подсемейства используют в медицине. В Западной Европе и в Африке с лечебной целью (как средство от ленточных глистов) употребляют отцветшие женские цветки хагении абиссинской. Плоды, листья, цветки земляники, малины — старинные народные средства от простуды. Чай из земляники и малины был известен на Руси еще до основания Москвы. Из корневищ лапчаток (особенно *калгана* — Potentilla erecta) получают вяжущие средства.

Редким концентратом ценных для человеческого организма веществ являются плоды шиповников (дикорастущих видов роз) — содержание разнообразных витаминов в некоторых из них в 10 раз больше, чем в апельсинах и лимонах. В России население заготавливало впрок плоды и цветки шиповника (свороборинника) еще в XVI—XVII вв. и употребляло их от кровоточивости десен. Плоды шиповника обладают и желчегонным действием, из них приготавливают препарат холосас. А цветки роз являются источником розового масла — ценнейшего продукта, используемого в парфюмерии, косметике и медицине. *Роза дамасская* (Rosa damascena) занимает ведущее место среди роз, выращиваемых для получения розового масла. Культура этой розы в Казанлыкской долине в Болгарии берет свое начало с XVIII в. Специфический микроклимат «долины роз» (высокая атмосферная влажность и умеренная температура воздуха во время цветения) благоприятствует накоплению в цветках розы большого количества эфирного масла. Распустившиеся цветки собирают на восходе солнца и немедленно перерабатывают (перегоняют с водяным паром) на фабрике. Для получения 1 кг розового масла требуется в среднем 3000 кг лепестков роз. Розовую воду, остающуюся после дистилляции масла, также употребляют в косметике, парфюмерии, кондитерском производстве и в народной медицине против кожных болезней и болезней глаз. Плантации казанлыкской розы имеются и в СССР, в совхозах Молдавии, в Крыму, на Кавказе.

Многие розовые ценятся как декоративные растения, среди них особое место принадлежит розам. В основе огромного разнообразия культурных роз лежат несколько диких видов. Многие старинные сорта европейских махровых роз возникли при участии *розы галльской* (R. gallica), получившей свое название вследствие ее широкого распространения во Франции (Галлии), куда она была завезена в XIII в. из Малой Азии. Эта роза и происшедшие от нее путем гибридизации с другими видами роза дамасская и *роза столистная* (R. centifolia) обладали богатством и роскошью окраски цветков, позволявшей широко использовать их при выведении сортов. Культура их составляла целый период в истории роз. В конце XVIII — начале XIX в. в Европу были ввезены азиатские розы с разнообразно окрашенными махровыми ароматными цветками. Они стали исходным материалом для выведения группы чайных роз, со своеобразным ароматом лепестков, напоминающим запах чая. Недостатком прекрасных старинных сортов роз были кратковременность и приуроченность к лету их цветения. Усилия селекционеров в конце XVIII— начале XIX в. были направлены поэтому на выведение сортов с повторяющимся цветением, и эти усилия были вознаграждены получением группы новых сортов роз, так называемых ремонтантных (повторяющих цветение) роз. А от скрещивания ремонтантных роз с чайными и сортов чайных роз между собой были получены чайно-гибридные розы. Эта группа роз с обильным длительным цветением, с изящными махровыми ароматными цветками, отличавшимися богатством оттенков окраски, получила очень широкое распространение и занимает сейчас ведущее место в ассортименте.

Слава розы уходит в далекое прошлое. Уже в 4000 г. до н. э. розы изображались на серебряных монетах (последние найдены в захоронениях на Алтае). К III тыс. до н. э. относятся дошедшие до нас изображения роз на дворцовых колоннах Вавилона и Ассирии. Изображение роз на фресках Кносского дворца на острове Крит, в Европе, датируется XVI в. до н. э. Геродот в V в. до н. э. в своей «Истории» уже упоминает махровую розу из садов царя Мидаса в Македонии, а Теофраст около 300 г. до н. э. описывает розы Греции с цветками, имеющими 15, 20 и даже 100 лепестков. Древним центром розоразведения была Передняя Азия, откуда роза попала в античную Грецию, где она была посвящена богам и овеяна поэтическим ореолом. Особый взлет культа розы был связан с эпохой расцвета Римской империи — у римлян розы сопутствовали всем важным общественным событиям и праздникам. С падением Рима пришла в упадок и культура розы, но уже в V—VI вв. розы снова начинают выращивать в садах Европы. С конца XIX в. селекцию роз ведут почти во всех странах. В настоящее время их мировой ассортимент насчитывает около 25 000 сортов и форм, и все новые и новые сорта добавляются ежегодно к этому количеству.

В подсемействе яблоневые 22—23 рода и около 600 видов, обитающих в умеренном и субтропическом поясах северного полушария. Только некоторые из них (*мушмула* — Eriobotrya, *странвезия* — Stranvaesia, *груша* — Pyrus, *остеомелес* — Osteomeles, *фотиния* — Photinia) заходят в тропическую зону, а роды *хеспеpомелес* (Hesperomeles) и остеомелес заходят вдоль Анд в южное полушарие. По числу видов в подсемействе доминируют *боярышник* (Crataegus, до 200 видов в северной умеренной зоне), *кизильник* (Cotoneaster, около 100 видов в Евразии, особенно в Гималаях и Китае, и в Северной Африке), *рябина* (Sorbus, табл. 25, до 100 видов в северной умеренной зоне), а по практической значимости для человека — *яблоня* (Malus, 25—30 видов в северной умеренной зоне) и груша

(25 видов, главным образом в Евразии). Родовые границы в подсемействе яблоневых не всегда четки. Многие ботаники включают в род груша, кроме груши в узком смысле, также яблоню, рябину, *аронию* (Aronia); другие же рассматривают эти таксоны в качестве самостоятельных родов. В подсемействе часто возникают межродовые гибриды рябины с грушей (Sorbopyrus), аронией (Sorbaronia), иргой (Amelasorbus), кизильником (Sorbocotoneaster), боярышника и мушмулы (Crataegomespilus) и др.

Листья яблоневых простые, цельные, лопастные, реже перистосложные. Укороченные олиственные побеги часто заканчиваются колючкой (у яблони, груши). У боярышника превратившиеся в острые колючки побеги более специализированы и безлистны с самого начала. Цветки одиночные или в пучках, иногда в сложных кистевидных или щитковидных соцветиях, заканчивающих короткие или удлиненные побеги. Плодолистиков в цветке (1)2—5, более или менее сросшихся между собой вентрально и приросших дорсально к гипантию; завязь таким образом нижняя или полунижняя. Семязачатков 2 (редко 1 или 3—4) или их много (20—24). У *ирги* (род Amelanchier) плодолистики с перегородками. Плоды — мясистые яблоки, крупные или мелкие ягодообразные, часто с сохраняющимися на верхушке чашелистиками. Плодолистики или их внутренние стенки по мере формирования плода становятся каменистыми («косточки» у боярышников, кизильников, мушмулы) или хрящеватыми, пергаментными, кожистыми (у айвы, ирги, яблони, груши).

На разрезе плода груши и яблони видна граница тканей гипантия и тканей завязи, очерченная окружностью более плотно расположенных клеток и сосудистых пучков (см. рис. 89). Полагают, что внутренняя часть плода (сердечко) сформировалась в результате дифференциации и становления мясистыми наружных стенок завязи, а хорошо различимые в центре яблока хрящеватые «листовочки» (см. рис. 89) являются эндокарпием плодолистиков.

Среди яблоневых преобладают горные растения. Большинство видов яблонь, груш, кизильников, рябин растут в светлых редколесьях горных склонов или по горным ущельям, одиночными деревьями или рощами. В подлеске в нижнем ярусе горных лесов некоторые из них (рябины, кизильники) поднимаются к верхней границе лесного пояса и заходят в субальпийский пояс. Представители этих же родов заходят за полярный круг. В тропиках немногочисленные представители яблоневых (за некоторыми исключениями) также обитают в горах. *Груша зернистая* (P. granulosa), встречающаяся на полуострове Малакка, а также в Индокитае, часто растет как эпифит. За оригинальную форму роста ее называют грушафикус. Семена этой груши прорастают на ветке дерева. Всход быстро развивает корни, которые сначала закручиваются вокруг ветки, закрепляя на ней молодое растеньице, а затем вокруг ствола дерева-опоры, спускаясь по нему до земли. Эта эпифитная груша со змеевидными корнями, достигающими 20 м в длину, очень напоминает фикус-удушитель. Однако она не губит дерево-опору, на котором растет. Плоды этой груши мелкие, сухие и деревянистые.

Яблоневые — энтомофильные растения. Цветки их яркие, белые, розовые, оранжевые, ярко-красные. У многих видов они пахнут. Нектар легко доступен для многих насекомых, посещающих цветки. Цветки *рафиолеписа* (Raphiolepis )и кизильника, имеющие скрытый нектар, приспособлены к опылению преимущественно длиннохоботковыми насекомыми. *Кизильник цельнокрайный* (Cotoneaster integerrimus) в Альпах посещает исключительно один вид ос (Polistes gallica), гнезда которых прикрепляются к скалам по соседству с растением. Цветки обычно гомогамны или протогиничны. Протогинична наша обыкновенная *рябина перистолистная* (Sorbus aucuparia). Протогиния характерна для яблонь, кизильников, груш. Рябины, некоторые яблони и, возможно, боярышники часто образуют семена апомиктически. Апомиксис, гибридизация и полиплоидизация — основные причины полиморфизма этих родов.

Семена яблоневых путешествуют в желудках птиц и млекопитающих. Плоды боярышников, рябины, ирги представляют собой основной корм для птиц осенью и зимой. Крупные плоды чаще поедают млекопитающие. Грушу на Кавказе, например, распространяют преимущественно кабаны и медведи. Медведь не брезгует и плодами помельче, известно его пристрастие к плодам рябины. Утверждают, что он даже тонко разбирается в ее сортах, употребляя в пищу только наиболее сладкие. Семена, проходя через пищеварительный тракт, не только не утрачивают всхожести, но, напротив, стимулируются к прорастанию. Фермеры в Англии, хорошо осведомленные об этом, когда хотят создать в короткое время изгородь из *боярышника остроколючкового* (Crataegus oxyacantha), предварительно кормят его плодами индюков, а затем сеют косточки, которые выделяются с экскрементами, выигрывая в результате целый год.

Яблони и груши — важнейшие плодовые культуры умеренных широт. Многочисленные (не менее 10 000) сорта яблонь объединяются

под названием *яблони домашней* (Malus domestica). В их происхождении участвовали разные виды диких яблонь. Родоначальницей сортов культурной груши является *груша обыкновенная* (P. communis), широко распространенная в диком состоянии в Европе, в горах Кавказа и Средней Азии.

Ради плодов, достигающих массы 2 кг, культивируется в умеренно теплой полосе Евразии и в Северной Америке *айва* (Cydonia oblonga). Семена ее находят применение в медицине как слабительное, слизь из них используют как обволакивающее средство. Айва в древности в Средиземноморских странах считалась символом любви и плодородия и была посвящена Венере. Полагают, что «яблоко раздора», которое вручил Парис прекраснейшей из трех богинь, было не чем иным, как ароматным плодом айвы.

Съедобны и широко используются населением плоды диких и культурных форм *мушмулы германской* (Mespilus germanica), созревающие весной (в апреле — мае) плоды *мушмулы японской* (Eriobotrya japonica), видов ирги, боярышников, рябин. Сравнительно недавно появилась у нас в культуре американская *рябина черноплодная* (Aronia melanocarpa).

Почти все виды яблоневых выращивают и как декоративные растения. Особенно ценятся кизильники, боярышники, виды рябин, *пираканты* (Pyracantha), *хеномелеса* (Chaenomeles). Они прекрасны не только в цветении, но и осенью, покрытые гроздьями ярких плодов. Многие растения из этого подсемейства лекарственны. Плоды рябины используют как витаминное средство, а плоды и цветки боярышника — для приготовления сердечных препаратов.

В подсемейство сливовые входят от 5—7 до 10—11 родов и свыше 400 видов, распространенных главным обрáзом в Северной Америке и Евразии (умеренной и субтропической). Небольшое число видов встречается в андийских областях Южной Америки, в тропических районах Африки, Азии, Северной Австралии. Сливовые — листопадные или вечнозеленые деревья, характерный облик которых легко представить по всем знакомым черемухе, вишне, сливе, персику, абрикосу, миндалю. Они имеют простые, большей частью цельные листья со свободными, обычно опадающими прилистниками. На черешках, на листовой пластинке у ее основания, на концах зубчиков листьев часто имеются различной величины и формы желёзки, функционирующие иногда как экстрафлоральные нектарники. Цветки одиночные или в пучках, кистях, щитках, заканчивающих побеги текущего сезона или сидящих на побегах предыдущего сезона. Для цветков характерен трубчатый или колокольчатый (рéдко почти плоский) гипантий, на дне которого свободно прикрепляется обычно один плодолистик с 2 висячими семязачатками. Только у растущего на западе Северной Америки монотипного рода *эмлерия* (Oemleria) свободных плодолистиков 5 (плодов при этом из каждого цветка развивается обычно не более 2), а у китайско-гималайской *маддении* (Maddenia) их 2. Гипантий в образовании плода не участвует, он засыхает и обычно опадает. Плод — костянка (у эмлерии — многокостя́нка), большей частью сочная, с твердым каменистым эндокарпием. У миндалей мезокарпий сухой, растрескивающийся ко врéмени созревания плода; у *принсепии* (Prinsepia) эндокарпий кожистый.

Одним из наиболее трудных вопросов систематики сливовых является деление подсемейства на роды. Сколько родов в подсемействе сливовых? До сих пор еще нет сколько-нибудь общепринятого ответа на этот вопрос. Многие видные ботаники, включая американского дендролога А. Редера (1940, 1949) и ирландского ботаника Д. А. Уэбба (1968), объединяют сливу (Prunus, в самом узком понимании объема рода), персик (Persica), миндаль (Amygdalus), абрикос (Armeniaca), вишню и черешню (Cerasus), черемуху (Padus) и лавровишню (Laurocerasus) в один большой род прунус (Prunus). Объединение всех этих растений в один род мотивируется их очень большой систематической близостью (особенно близки между собой миндаль и персик, абрикос и слива). Эта близость выражается, в частности, в легкости их гибридизации (гибридные «роды» «Amygdalopersica», «Armenoprunus» и др.). Поэтому перечисленные выше таксоны рассматривают как подроды и секции рода прунус в широком его понимании, насчитывающего не менее 400 видов, распространенных главным образом в умеренных и субтропических областях северного полушария (немногие в Андах Южной Америки и тропиках восточного полушария). Однако английский ботаник Дж. Хатчинсон (1964), который понимал род прунус достаточно широко, все же признавал самостоятельность родов черемуха, лавровишня и *пигеум* (Pygeum). Многие же другие ботаники признают родовую самостоятельность также вишни (вместе с черешней), абрикоса, миндаля и персика. Они мотивируют это тем, что эти таксоны обычно хорошо различаются по плодам, листьям в почкосложении (сложенными вдоль или трубчато свернутыми), числом пазушных почек, наличием или отсутствием верхушечных почек, характером расположения цветков и прочим. Для удовлетворительного решения вопроса о ранге этих таксонов (род, подрод или секция) необходимо всестороннее сравнительное исследование всего подсемейства сливовых с применением совре-

менных методов систематики. Для нашего же дальнейшего изложения этот вопрос не имеет существенного значения.

Большинство сливовых являются светолюбивыми растениями и обитают на открытых склонах гор, в подлеске лиственных или смешанных и сосновых лесов в нижнем и среднем горных поясах. Многие виды являются основным элементом горных древесно-кустарниковых зарослей. Некоторые виды, как вечнозеленая *лавровишня аптечная* (Laurocerasus officinalis), очень теневыносливы и могут расти и под пологом темнохвойных горных лесов, а влаголюбивые виды очень близкого к лавровишне и не всеми признаваемого тропического рода пигеум растут в дождевых тропических лесах.

Цветение происходит до появления листьев или одновременно с ним, иногда очень рано весной. Деревья в это время необычайно красивы, они как бы покрыты белой или розовой дымкой и распространяют сильный запах, привлекающий мириады насекомых: мелких жуков, журчалок, пчел, шмелей, ос, бабочек,— которые сосут нектар или едят пыльцу, и опыляют цветки. Нектар отделяется у большинства видов нектароносной тканью в основании гипантия. Цветки обычно протогиничные. У некоторых представителей, например у гималайско-китайского рода маддения, наблюдается полигамная двудомность.

Главными распространителями семян являются птицы, реже млекопитающие. Воробьи, скворцы, галки, грачи, дрозды, сойки, щуры вмиг опустошают плодоносящие деревья. Насколько успешны их действия, можно судить по быстрому расселению некоторых видов в последнее время.

Многие сливовые успешно размножаются и вегетативно путем образования корневых отпрысков. Широко распространенный в Европе, на Кавказе, в Западной Сибири колючий кустарник с терпкими темно-синими плодами *терн* (Prunus spinosa) регулярно дает обильные отпрыски от поверхностных корней и часто разрастается в густые заросли на опушках лесов, по оврагам и берегам рек.

Все растения этого подсемейства имеют большую хозяйственную ценность для человека как плодовые растения. С глубокой древности известна культура сливы и алычи, вишни и черешни, абрикоса, персика, миндаля. Число сортов *домашней сливы* (Prunus domestica) достигает 2000 (основные группы сортов: терносливы — subsp. insititia, ренклоды — subsp. italica, мирабель — subsp. syriaca и дамасцены — subsp. domestica). Домашняя слива возникла от скрещивания терна и алычи (Prunus divaricata). В диком состоянии она неизвестна, в культуре же существует с IV в. до н. э. В Европу слива попала из Ирана, Малой Азии и Закавказья. Отдельные ее сорта выращивают до 60° с. ш.

Название подрода или рода *Cerasus*, к которому относятся вишни и черешни, происходит от города Керазунд — одного из портов Понта (Малая Азия), откуда вишня была, согласно Плинию, привезена в Рим консулом Лукуллом (I в. до н. э.). В диком состоянии вишня обыкновенная также неизвестна. В ее происхождении участвовала дикая степная *вишня кустарниковая* (Prunus fruticosa, или Cerasus fruticosa). В культуре и местами одичало вишня распространена почти по всей умеренной и субтропической Евразии, в Африке, Австралии, Тасмании, Америке. *Черешня* (Prunus avium, или Cerasus avium), напротив, широко распространена не только в культуре, но и дико в Южной Европе, на Балканском полуострове, в Малой Азии, Иране, на Кавказе, на юге европейской части СССР. *Миндаль* (Prunus amygdalus, или Amygdalus communis) обитает в диком состоянии по горным склонам Копетдага и Тянь-Шаня, в Иране, Курдистане, Малой Азии, на Балканском полуострове, а в культуре — во всех сухих субтропических областях Старого Света, с XIX в. и в Новом Свете. В Средней и Западной Азии его разводили за 4000 лет до н. э. Разводят большей частью сладко-ядерные сорта, используемые в кондитерской промышленности и для получения жирного миндального масла, применяемого преимущественно в медицине и парфюмерии. Дикий миндаль чаще имеет горькие ядра (семена), получаемое из них масло используют в мыловарении.

*Абрикос* (Prunus armeniaca, или Armeniaca vulgaris) происходит из Северного Китая и Средней Азии. К Китаю приурочены и все 6 дикорастущих видов персиков. Широко распространенный в культуре один из них — *персик обыкновенный* (Prunus persica, или Persica vulgaris), к которому относятся персики и нектарины, является древнейшей культурой Китая. Эта культура проникла из Китая около 400 лет назад в Среднюю Азию и Иран и отсюда распространилась в другие страны.

Кроме перечисленных выращивают и многие другие виды этих родов, а также широко используют плоды дикорастущих видов. В Сибири и на Урале используют в пищу (как начинку для пирогов и тортов) смолотые в муку плоды *черемухи* (Prunus padus, или Padus avium). Съедобны плоды и других видов черемухи.

Древесина сливовых идет на разнообразные поделки, на токарные изделия, музыкальные инструменты, курительные трубки и мундштуки, используется в мебельном производстве. Розовато-коричневая древесина *черемухи*

*поздней* (Prunus serotina, или Padus serotina) считается в США второй по значению среди лиственных пород (после ореха черного) для мебельного производства и отделочных работ, изготовления футляров для приборов и инструментов. Почти все сливовые (кроме черемухи) на стволах отделяют камедь, находящую некоторое применение в приготовлении красок, клея и в кондитерской промышленности. Плоды черемух, листья лавровишни используют в медицине. Все сливовые — прекрасные рапнецветущие декоративные растения. Знаменитые японские декоративные вишни являются предметом поклонения местного населения. Цветение их отмечается в Японии как народный праздник. В Китае цветок сливы — эмблема зимы. Пять его лепестков символизируют удачу, благоденствие, долголетие, радость, мир.

### СЕМЕЙСТВО ХРИЗОБАЛАНОВЫЕ (CHRYSOBALANACEAE)

В семействе около 20 родов и более 430 видов древесных растений, распространенных в тропической, реже в субтропической зоне. Наиболее полно семейство представлено в Южной и Центральной Америке и Вест-Индии. Из крупных родов только род *ациоа* (Acioa) является преимущественно палеотропическим с 30 видами в Африке и 3 в Южной Америке и только *паринари* (Parinari, около 60 видов) отличается широким пантропическим распространением.

Хризобалановые составляют важную часть разных типов низинных и низкогорных дождевых тропических лесов, особенно характерны они для влажных лесов Амазонки, где принадлежат к числу наиболее часто встречающихся деревьев. В невысоких лесах на неглубоких почвах склонов и гребней гор хризобалановые являются иногда единственными крупными деревьями, и их круглые кроны возвышаются на 4—5 м над сомкнутым пологом леса. Некоторые из них в Африке поднимаются в горы до 3000 м над уровнем моря и на высоте 2500 м и более образуют чистые насаждения. Хризобалановые нередки в литоральных и приречных, периодически затапливаемых лесах. В условиях затопления они иногда образуют придаточные корни в нижней части стволов, функционирующие как пневматофоры. Некоторые хризобалановые, как небольшой амфиатлантический род *хризобаланус* (Chrysobalanus, рис. 93), строго приурочены к литоральным древесным и кустарниковым зарослям по песчаным берегам. В глубь континентов он проникает только по заболоченным понижениям местности и берегам рек. Часто встречаются хризобалановые и в сухих редколесьях, в са-

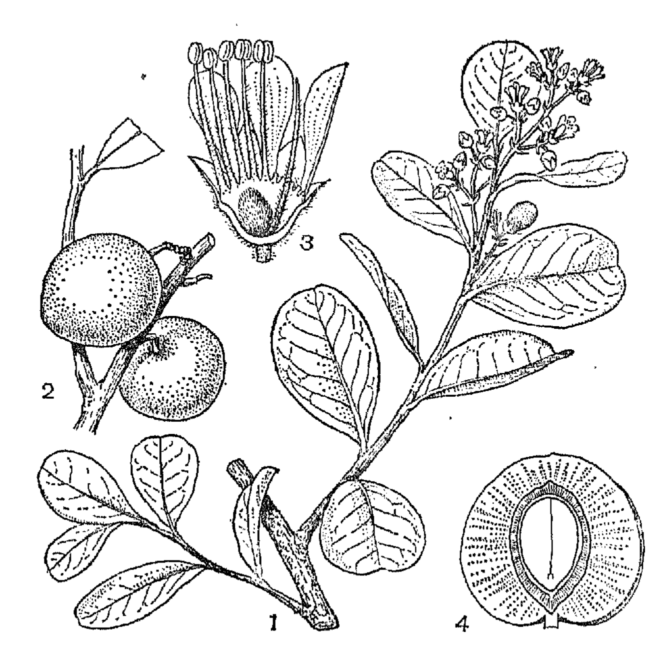



Рис. 93. Хризобаланус икако (Chrysobalanus icaco):
*1* — ветвь с цветками и незрелым плодом; *2* — плоды; *3* — продольный разрез цветка; *4* — продольный разрез плода.

ванне, где являются характерной чертой ландшафта, на больших пространствах.

Хризобалановые, обитающие в дождевых лесах, часто являются очень крупными деревьями, достигающими в высоту 40—60 м (виды паринари) и развивающими досковидные корни у основания стволов. В несомкнутых лесных сообществах это обычно меньшего размера деревья или кустарники, а в травянистых сообществах хризобалановые нередко представлены полукустарниками с ползучими подземными побегами. Характерным примером полукустарниковой жизненной формы является широко распространенный в Африке *паринари капский* (Parinari capensis), растущий в саванне в условиях частых пожаров.

У хризобалановых простые цельные очередные листья; у основания пластинки листа или на черешках иногда присутствуют желёзки. В основании листьев южноамериканского кустарника *хиртеллы мирмекофильной* (Hirtella myrmecophila) находятся 2 пузыревидных вздутия, в которых живут муравьи, защищающие растения от нападения вредных насекомых. Цветки белые, зеленоватые, розовые или голубые, иногда с фиолетовым оттенком, очень мелкие или среднего размера, в пазушных дихазиях, или собраны в пазушные или верхушечные метёльчатые, кистевидные, колосовидные, щитковидные соцветия. Обычно цветки обоеполые (кроме родов *парастемон* — Parastemon, *лейкостомион* — Leucostomion), почти актино-

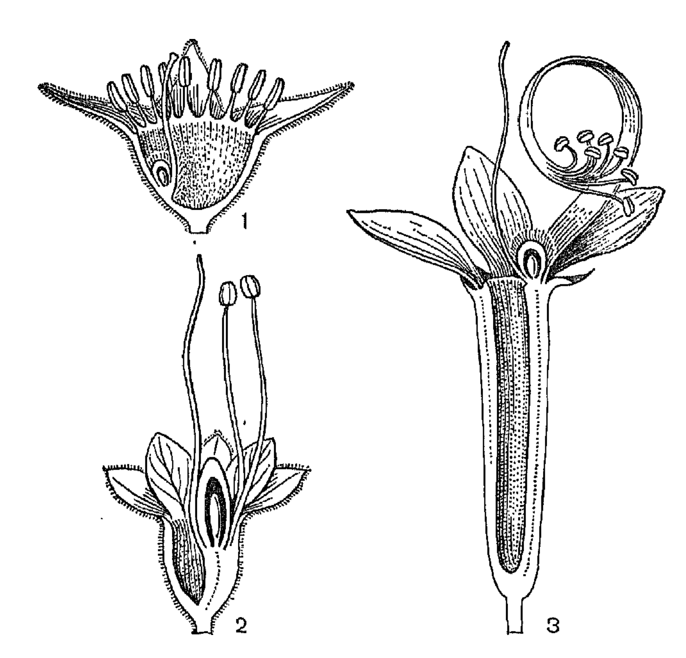



Рис. 94. Продольные разрезы цветков хризобалановых, демонстрирующие положение гинецея и формы андроцея: 1 — паринари высокий (Parinari excelsa); 2 — хиртелла трехтычинковая (Hirtella triandra); 3 — ациоа гвианская (Acioa guianensis).

морфные или зигоморфные, с выраженной цветочной трубкой, от чашевидной до трубчатой формы, к краю которой прикрепляются тычинки в числе от двух до многих, по 5 лепестков и чашелистиков. У некоторых *ликаний* (Licania) лепестки отсутствуют. Гинецей псевдомономерный, из 2—3 плодолистиков, 2 плодолистика абортивны, только у рода паринари иногда развиты все 3 плодолистика; завязь одногнездная, с двумя прямыми базальными семязачатками. Столбик латеральный или почти базальный. У некоторых родов (хризобаланус, ликания) завязь прикрепляется почти у основания цветочной трубки, у остальных родов она прикреплена латерально на разном расстоянии от дна до зева цветочной трубки, трубка при этом на противоположной от завязи стороне у некоторых родов с односторонним выпячиванием. Тычинки прикреплены в зеве трубки, они большей частью неравной длины, расположены в 1 или несколько кругов или более крупные из них со стороны завязи, где образуют иногда причудливые срастания, как, например, в виде длинного язычка, закрученного улиткообразно в почкосложении у рода ациоя (рис. 94), а на противоположной стороне завязи тычинки часто превращены в стаминодии. Плод — костянка с мясистым или сухим мезокарпием разной толщины.

Цветки хризобалановых приспособлены к опылению длиннохоботковыми насекомыми. Возможными опылителями являются перепончатокрылые и чешуекрылые, а также колибри.

Главными агентами распространения плодов являются крупные птицы и рукокрылые. Поедают плоды хризобалановых и некоторые млекопитающие, как, например, дикие кабаны, слоны. Легкие суховатые смолистые плоды приморских и приречных видов паринари распространяются водой. У некоторых из них, как у *паринари островного* (Parinari insularis), в одном из гнезд завязи содержится волосистое семя, а в другом — только волоски, что сильно уменьшает удельную массу плода. Плоды *хризобалануса икако* (Chrysobalanus icaco, см. рис. 93) могут плавать в море месяцами, не теряя всхожести. Не исключено, что плоды этого амфиатлантического растения могут пересекать и океан.

Плоды и семена многих хризобалановых употребляют в пищу. Они не отличаются высокими вкусовыми качествами, но вполне пригодны для варений, цукатов, сушки. Сливовидные плоды икако разной величины и разных оттенков — от золотистого до черного и красного — широко используют в Венесуэле, Колумбии для консервирования. Ведется даже некоторая селекция этого вида, выращиваемого в культуре в тропических странах и местами натурализовавшегося. Население Южной Африки высоко ценит плоды видов паринари и особенно сливового дерева *мобола* (Parinari curatellifolia). Это красивое вечнозеленое дерево редколесий и открытых пространств дает очень обильный урожай желто-красных, величиной со сливу плодов с приятным ароматом и вкусом, потребляемых как фрукты, как приправа к еде, для варки пива и заготавливаемых впрок в высушенном виде. Плоды некоторых паринари очень крупные, величиной с апельсин. Съедобны также плоды ликаний и некоторых других родов. Из семян некоторых хризобалановых получают ценные масла. Многие хризобалановые дают хорошую древесину, устойчивую против термитов и идущую на лучшие сорта мебели. Из многих видов получают дубильные вещества, черную краску, а также кремневую кислоту, употребляемую в гончарном производстве.

## СЕМЕЙСТВО НЕУРАДОВЫЕ (NEURADACEAE)

Неурадовые — растения пустынь. Их однолетние побеги распростерты на песчаной или глинистой почве, из пазух войлочно опушенных листьев приподнимаются одиночные цветки. Семейство объединяет 10 видов, относящихся к 3 родам, из которых род *неурада* (Neurada) включает всего 1 вид — *неураду лежачую* (N. procumbens), населяющую пустынные об-

ласти Северной Африки, Аравийского полуострова, Сирии, Ирака, Северного Ирана, Афганистана, Пакистана и Индии, а 2 других рода — *гриелум* (Grielum, 6 видов) и *неурадопсис* (Neuradopsis, 3 вида) имеют более узкое распространение в песчаных и соленых пустынях Южной и Юго-Западной Африки.

Листья неурадовых перистые, перистонадрезанные или лопастные, с маленькими прилистниками или без них (неурадопсис). Цветки одиночные в пазухах листьев, некрупные, обоеполые, актиноморфные. Чашелистиков и лепестков по 5, сросшихся в цветочную трубку (гипантий). Тычинок 10. Гинецей из 10, реже из 5 плодолистиков, более или менее высоко сросшихся между собой и с гипантием, который при плодах становится сухим. Семязачатков в каждом гнезде 1—2. Часть гнезд завязи и соответствующие столбики остаются недоразвитыми, и плод содержит только 6—8 семян.

Судя по строению цветков, неурадовые — энтомофильные растения. В верхней части гипантия у них имеется нектароносный диск, доступ к пыльце и нектару затруднен вертикальным расположением лепестков (у неурады) и паутинистым опушением зева гипантия. В образовании плода у всех неурадовых участвует гипантий. У неурады его основание сильно увеличивается, становится плоским и широким, и одновременно происходит сильное одревеснение его базальной части и многочисленных крупных и мелких шипов на его верхней поверхности (рис. 95). Благодаря такому строению плод после отделения его от ножки ложится на землю плоской стороной, а частички глины и песка, набивающиеся между шипами, сверху закрепляют его в этом положении. Прорастание семян происходит внутри плода, корешки выходят через отверстие, оставленное цветоножкой в дне гипантия. Обычно только 2, реже 3—4 растения, выросшие из одного плода, достигают зрелости, и гипантий сохраняется на их корневых шейках в виде жесткого воротничка в течение всей их жизни. Гипантий, таким образом, осуществляет закрепление плода в почве и защиту проростка на первых этапах развития от высыхания.

Семена неурады созревают в апреле — мае,

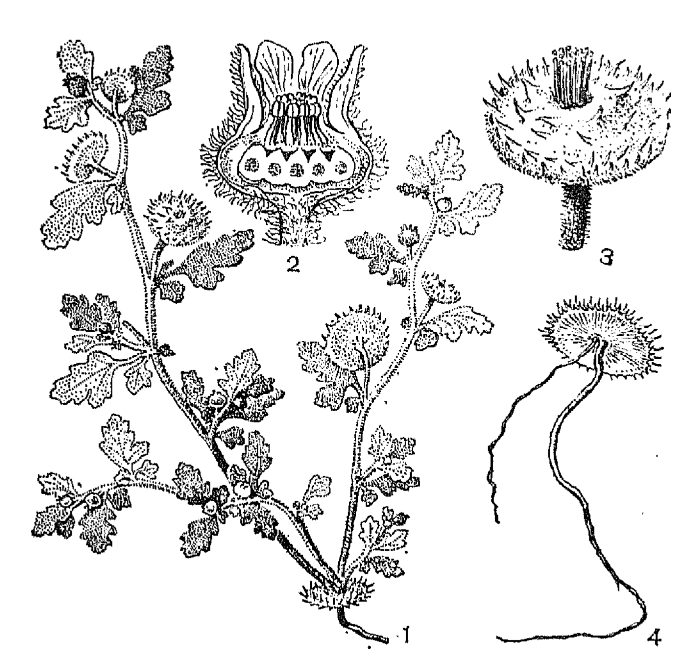


Рис. 95. Неурада лежачая (Neurada procumbens):
*1* — общий вид растения с цветками и плодами; *2* — цветок в разрезе; *3* — плод, состоящий из заключенных в шиповатый гипантий орешков; *4* — прорастание семян (корешок пробивает плоскую сторону гипантия).

затем сохраняются в покоящемся состоянии в течение длительного засушливого периода. Они сохраняют способность к прорастанию более 10 лет. Эта особенность семян имеет большое значение в условиях, где осадки выпадают редко и подходящего момента для прорастания приходится ждать иногда несколько лет. В этих условиях не менее важна и другая особенность семян — неодновременность их прорастания. Случается, что семена одного плода прорастают с интервалом в год и более. Распространению плодов неурады и неурадопсиса способствуют овцы и верблюды, к шерсти которых они прикрепляются благодаря шипам. У рода гриелум плоды разносятся ветром, чему способствуют чашелистики, сильно разрастающиеся и образующие перепончатый пятилопастный воротник вокруг плода. Большого хозяйственного значения неурадовые не имеют. Листья их служат кормом для овец и верблюдов.

## ПОРЯДОК БОБОВЫЕ (FABALES)

### СЕМЕЙСТВО БОБОВЫЕ (FABACEAE, ИЛИ LEGUMINOSAE)

Жителям стран умеренного климата с детства знакомы горох, фасоль, клевер, вика, белая акация. В тропиках общеизвестны «дождевое дерево», или *саман* (Samanea saman), и одно из красивейших деревьев мира — *делоникс царский* (Delonix regia, табл. 26), который иногда называют «пламенем лесов». Плоды *рожкового дерева* (Ceratonia siliqua) были излюбленным лакомством у народов, населявших страны Средиземноморья, а *сою* (Glycine max)

культивируют в Китае уже несколько тысячелетий. Все эти растения, на первый взгляд столь различные, относятся к семейству бобовых, представители которого узнаются в природе по сложным листьям с прилистниками и характерному плоду, который ботаники определяют как боб. От латинского названия боба (legumen) происходит одно из названий семейства. Другое название (Fabaceae) связано с латинским именем рода Faba. Семейство принято делить на три подсемейства: мимозовые (Mimosoideae), цезальпиниевые (Caesalpinoideae) и собственно бобовые, или мотыльковые (Faboideae), главным образом на основе различий в строении цветка. Многие ботаники предпочитают рассматривать их как самостоятельные семейства.

Число известных сейчас родов бобовых около 700, а видов, вероятно, не менее 17 000. Среди цветковых растений лишь два семейства — орхидные и сложноцветные — превосходят бобовых по числу видов.

Бобовые — деревья (часто очень крупные, высотой иногда до 80 м), кустарники, кустарнички, полукустарники и травы (последние главным образом в подсемействе мотыльковых).

Весьма обычны вьющиеся формы, как травянистые, так и древесные. Высота измеренного растения *компассии малаккской* (Koompassia moluccana) составила 82,4 м, южноамериканской *цедрелинги цепочковидной* (Cedrelinga catenaeformis) — около 70 м, *моры высокой* (Mora excelsa) и *афрормозии высокой* (Afrormosia excelsa) — около 60 м. От стволов таких огромных деревьев в нижней части отходят мощные досковидные корни. Разумеется, не все бобовые достигают таких колоссальных размеров, но и среди сравнительно невысоких деревьев есть удивительные растения. Известно, например, что наиболее быстро растущим деревом в мире является бобовое из подсемейства мимозовых — *альбиция серповидная* (Albizia falcataria). Легчайшую в мире древесину, более легкую, чем древесина знаменитого бальсового дерева, дает *эшиномене вирджинская* (Aeschynomene virginiana).

На корнях большинства мотыльковых (около 70% видов), части мимозовых (10—15%), некоторых цезальпиниевых имеются клубеньки. Они весьма различной формы и возникают как разрастания паренхимной ткани корня вследствие внедрения и эндогенного расселения бактерий из рода ризобиум (Rhizobium). Изредка поселяются цианобактерии, например, в клубеньках *клевера александрийского* (Trifolium alexandrinum), обнаружен эндосимбионт носток точкообразный (Nostoc punctiforme). Ежегодно бобовые, живущие в симбиозе с бактериями, возвращают в почву не менее 100—140 кг/га азота. Интересно, что иногда клубеньки известны у одних групп, но отсутствуют у родственно близких, например клубенькованосные виды рода *хетокаликс* (Chaetocalyx) и не имеющие клубеньков виды эшиномене (Aeschynomene).

Листья бобовых сложные, с прилистниками, нередко рано опадающими. Большинство мимозовых и многие цезальпиниевые имеют дважды парноперистосложные листья. Непарноперистосложные и тройчатосложные листья обычны у мотыльковых (редчайшее исключение тройчатый лист у африканского цезальпиниевого *камензии вьющейся* (Camoensia scandens, табл. 26). Парноперистосложный лист — главный тип листа у цезальпиниевых. Некоторые тропические бобовые замечательны очень большими листьями. Ось листа у одного из южноамериканских видов рода *алекса* (Alexa) достигает 1 м и несет несколько пар кожистых блестящих полуметровых листочков. Листья представителей подсемейства мимозовых никогда не достигают столь значительных размеров, но нередко состоят из сотен и даже тысяч отдельных пластиночек-листочков.

Сравнительно редко встречаются листья вторичноупрощенные, у которых единственная пластинка представляет верхушечный нередуцированный листочек: роды *аотус* (Aotus) из Австралии, *подалирия* (Podalyria) из Южной Африки из подсемейства мотыльковых, немногие цезальпиниевые, например род *палуэ* (Paloue) или ложнопростые, где верхняя пара листочков срастается в один, как у *баугиний* (Bauhinia), *церцисов* (Cercis) и *барклии сиренелистной* (Barklya syringifolia). Такие листья складываются на ночь пополам. Иногда верхние листочки или бо́льшая часть из них превращены в усики (как у гороха и вики). Роль зеленого листа у видов *чины безлисточковой* (Lathyrus aphaca) выполняют крупные листовидные прилистники, тогда как их листовая пластинка редуцирована. При основании черешка и черешочков часто имеются особые утолщения — подушечки, с помощью которых под влиянием изменения тургора приводятся в движение листья и листочки (все мимозовые, цезальпиниевые и около половины мотыльковых). Листья и листочки таких растений способны совершать разнообразные настические движения или в простейших случаях складываться на ночь. Общеизвестна реакция на механическое раздражение листьев *мимозы стыдливой* (Mimosa pudica), а листья «телеграфного растения» — *десмодиума* (Desmodium motorium) — совершают прерывистые круговые движения.

Соцветия у бобовых могут быть как верхушечными, так и пазушными, чаще бокоцветны-

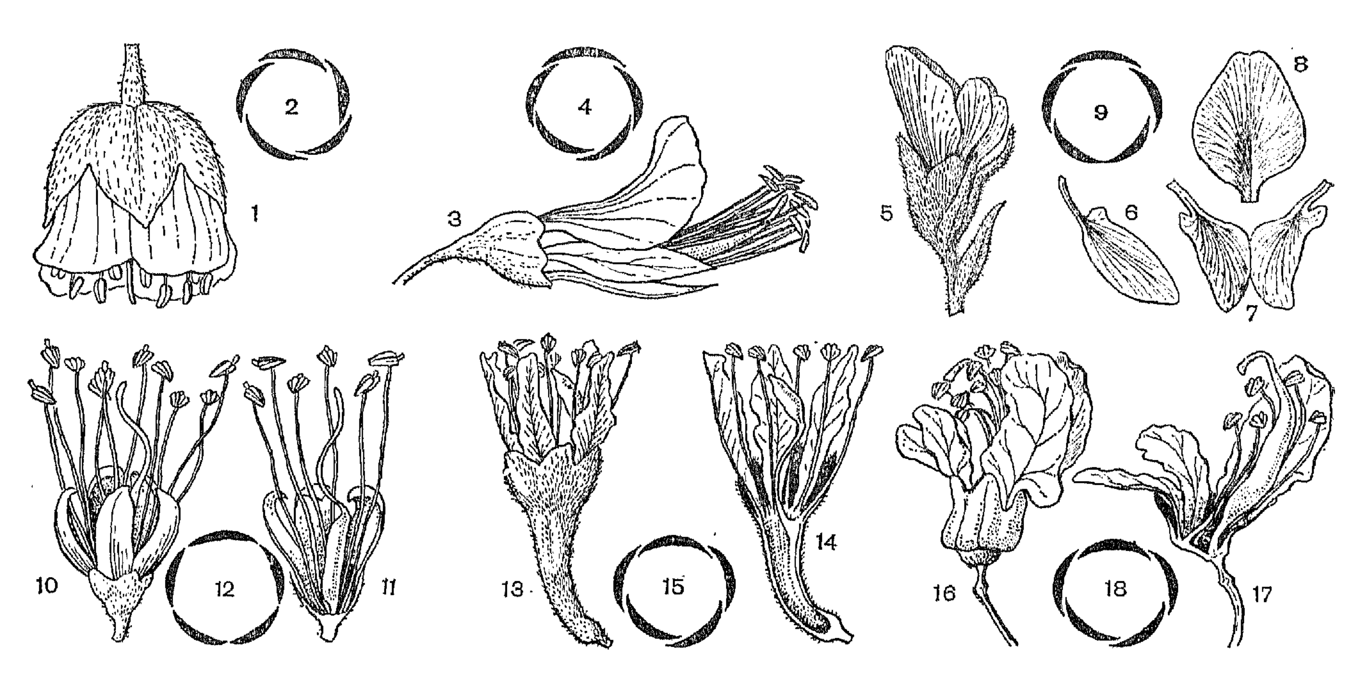



Рис. 96. Цветки некоторых бобовых.

Кадия пурпуровая (Cadia purpurea): *1* — общий вид цветка; *2* — диаграмма венчика. Кастаноспермум южный (Castanospermum australe): *3* — общий вид цветка; *4* — диаграмма венчика. Центролобиум войлочный (Centrolobium tomentosum): *5* — общий вид цветка; *6* — крыло; *7* — лодочка; *8* — флаг; *9* — диаграмма венчика. Элефанториза слоновая (Elephantorrhiza elephantina): *10* — общий вид цветка; *11* — цветок в разрезе; *12* — диаграмма венчика. Гриффония простолистная (Griffonia simplicifolia): *13* — общий вид цветка; *14* — цветок в разрезе; *15* — диаграмма венчика. Церцис рожковый (Cercis siliquastrum): *16* — общий вид цветка; *17* — цветок в разрезе; *18* — диаграмма венчика.

ми — кистью или метелкой, реже верхоцветными. У тропических и некоторых субтропических бобовых известны разные формы рамифлории и каулифлории, когда соцветия возникают на толстых ветках или даже стволах деревьев. Количество цветков в соцветии иногда уменьшается, вплоть до единственного цветка, но при этом размеры цветка, как правило, увеличиваются. Упоминавшаяся выше камензия вьющаяся имеет цветок, достигающий в длину 25 см. Разумеется, столь крупный цветок требует соответствующих опылителей. Камензия вьющаяся опыляется бабочками с очень длинным хоботком.

У «королевы» цветущих деревьев — бирманской *амхерстии благородной* (Amherstia nobilis), культивируемой в тропиках, два десятка ярких крупных цветков собраны в тридцатисантиметровое соцветие, которое поразительно красиво на фоне темно-зеленой листвы. Очень характерно головчатое соцветие клевера, как бы завершающее стебель. В действительности оно является боковым, но смещается в верхушечное положение в процессе роста. Иногда размеры цветков сравнительно невелики, но они собраны в плотные головчатые или щетковидные соцветия. Тем самым эффект зрительной привлекательности для опылителей увеличивается. Плотные соцветия, состоящие из множества мелких цветков, обычны для большинства мимозовых. Части их цветков, как правило, ярко окрашены. Тычинки становятся жесткими и выступают из венчика. Они производят избыточное количество пыльцы, или цветки выделяют очень много нектара. Все это делает щетковидные или шаровидные соцветия мимозовых привлекательными для самых разнообразных насекомых и животных (мухи, бабочки, осы, пчелы, шмели, мелкие птицы, летучие мыши). Эффективность опыления, таким образом, обеспечивается массовостью опылителей, которые иногда привлекаются своеобразным резким запахом цветущих растений.

Для подавляющего большинства бобовых свойственна энтомофилия. Роль опылителей при перекрестном опылении выполняют разнообразные насекомые, причем механизм опыления нередко бывает весьма тонким. Самоопыление свойственно сравнительно немногим бобовым. Самоопыляются горох, чечевица, виды люпинов и астрагалов, некоторые вики. Иногда встречается клейстогамия, т. е. самоопыление внутри нераскрывшихся цветков. Ветроопыление известно у тропического рода *хардвикия* (Hardwickia) из подсемейства цезальпиниевых. В тропиках и изредка в умеренной зоне в опылении участвуют птицы и летучие

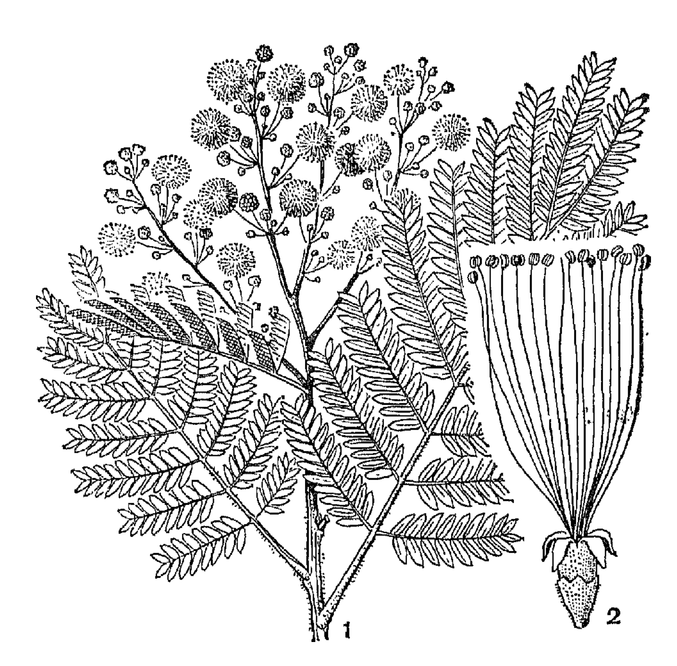



Рис. 97. Питецелобиум многоголовчатый (Pithecellobium polycephalum):
*1* — ветвь с цветками; *2* — цветок.

мыши. Летучие мыши посещают крупные соцветия ряда мимозовых. Орнитофильны некоторые цезальпиниевые с крупными цветками, например виды родов *ангилокаликс* (Angylocalyx), *алекса* (Alexa), *кастаноспермум* (Castanospermum, рис. 96), *эритрина* (Erythrina) и др. Для привлечения птиц в цветках эритрин выделяется такое количество нектара, что в США в некоторых местах их называют «cry-baby» — плачущий ребенок. Так как цветки эритрин перевернуты, пыльца при вторжении птицы высыпается на ее спинку, к спинке же прикасается и рыльце. У некоторых австралийских мотыльковых, например у видов австралийского рода *брахисема* (Brachysema), опыление осуществляют птицы, стоящие на почве.

Цветки бобовых в большинстве случаев обоеполые, но однополые цветки у ряда представителей все же известны. В частности, однополы (однодомные и даже двудомные цветки) несколько видов деревьев из родов *гледичия* (Gleditsia, табл. 27 и *гимнокладус* (Gymnocladus), широко культивируемых в субтропических странах. Некоторые виды *нептунии* (Neptunia) и *паркии* (Parkia) замечательны тем, что часть цветков в одном соцветии имеет только тычинки, а часть только гинецей.

Чаще всего цветки бобовых имеют 10 тычинок, которые расположены в 2 круга. Иногда на ранних стадиях развития первичные бугорки, дающие начало тычинкам, расщепляются и количество тычинок увеличивается во много раз. Расщепление особенно характерно для мимозовых, в цветках которых иногда насчитывается до несколько сотен тычинок (рис. 97). Тычинки мотыльковых, как правило, срастаются, но различным образом и это определяет ряд биологических особенностей цветка. Чаще всего срастающиеся тычинки образуют незамкнутую сверху трубку, и насекомые легко вводят свой хоботок, доставая нектар, который скапливается в ней. В замкнутую трубку хоботок ввести обычно не удается, и нектар либо скапливается вне трубки, либо вообще не образуется и главным привлекающим агентом будет обильная пыльца.

Цветки тропической *цезальпинии красивейшей* (Caesalpinia pulcherrima) опыляются крупными бабочками. Эти бабочки, стремясь достать нектар из глубины венчика, задевают пыльники далеко выставляющихся тычинок и переносят высыпавшуюся при этом пыльцу на выступающие рыльца других цветков. Сходно осуществляется опыление у ряда орнитофильных мотыльковых из родов алекса, кастаноспермум и ангилокаликс. Здесь тычинки подобным же образом далеко выставляются из венчика. Изредка часть тычинок в цветках бобовых превращена в ярко окрашенные стаминодии. В соцветии *нептунии наполненной* (N. plena) наряду с чисто женскими, чисто мужскими и обоеполыми цветками имеются цветки, несущие только стаминодии.

Гинецей бобовых большей частью состоит из одного плодолистика, однако известно несколько архаичных родов, в цветках которых находят от 2 до 16 свободных плодолистиков, обычно сидящих на особой подставке — гинофоре. Таковы, в частности, виды родов *архидендрон* (Archidendron) и *афонсея* (Affonsea) из мимозовых, некоторые *кассии* (Cassia) из цезальпиниевых и даже некоторые мотыльковые.

Число семязачатков в завязи варьирует от 2 до 15—20, но представители некоторых родов имеют всего один семязачаток. Мимозовые и цезальпиниевые довольно четко отличаются от мотыльковых. У первых семязачатки в большинстве анатропные, тогда как у мотыльковых кампилотропные или гемитропные, битегмальные или редко унитегмальные.

Форма и размеры чашечки бобовых довольно значительно варьируют. У *сараки индийской* (Saraca indica), помимо чисто защитной роли, которую чашечка выполняет, когда цветок находится в бутоне, ее ярко окрашенные лопасти (почти у всех бобовых чашечка в той или иной мере сростнолистная) привлекают насекомых-опылителей, заменяя отсутствующие лепестки. У *клевера мясокрасного* (Trifolium incarnatum) зубцы чашечки бесплодных цветков выполняют роль двигательного аппарата, меняя положе-

ние под влиянием изменения влажности воздуха.

В подавляющем большинстве число лепестков 5, и лишь у некоторых представителей из разных подсемейств их меньше. Например, у видов рода *аморфа* (Amorpha) сохраняется только один. На первый взгляд лепестки видов из подсемейства цезальпиниевых и мотыльковых обычно кажутся свободными при основании, но на самом деле они чаще всего прикреплены к цветочной трубке, которая возникла из сросшихся тканей чашелистиков, лепестков и тычинок. Несомненно, у предков современных бобовых был довольно крупный открытый актиноморфный венчик, допускавший посещение цветков самыми разнообразными насекомыми и птицами. Такой венчик сохранился у части видов архаичного мадагаскаро-африканского мотылькового *кадия* (Cadia, см. рис. 96). Венчик мимозовых тоже актиноморфный, но обычно маленький, со сросшимися в трубку лепестками. Такая трубка дополнительно фиксирует положение жестких выставляющихся тычинок. Цезальпиниевые и мотыльковые в подавляющем большинстве замечательны более или менее зигоморфным венчиком. Особенно характерен резко зигоморфный венчик для второго из названных подсемейств. По сходству с мотыльком он еще в XVI в. получил в ботанической литературе название мотылькового, и это название часто употребляется для обозначения подсемейства бобовых. Мотыльковый венчик состоит из более крупного верхнего лепестка — флага, который охватывает в почке все остальные лепестки и несколько противостоит им в распустившемся цветке; два боковых лепестка образуют крылья, а самые внутренние, срастаясь в верхней половине или слипаясь, образуют лодочку, заключающую тычинки и завязь. Не менее 95% видов мотыльковых имеют вышеописанный тип венчика. Отклонений от основного варианта известно немного, в частности несколько примитивных тропических мотыльковых и виды североамериканского рода аморфа, у которого из 5 лепестков сохранился только один — флаг. Замечательная стабильность мотылькового венчика, который является своего рода «биологическим замком», охраняющим запасы пыльцы и нектара от малоэффективных опылителей, связана с приспособлением к опылению пчелами и шмелями.

Флаг служит в основном для привлечения насекомых. На нем, особенно при основании, нередко замечаются дополнительные метки в виде ярких прожилок. Привлеченное ярким флагом или ярким цветком в целом, насекомое садится на край лодочки или чаще на одно из крыльев и стремится ввести хоботок к основанию тычиночных нитей к запасам нектара. При этом лепестки лодочки или крылья под тяжестью насекомого и его активных движений отгибаются, совершая одновременно колебательные движения в такт движениям тела насекомого. Все лепестки начинают реагировать как единая система, поскольку они связаны посредством ушек и горбиков, имеющихся у каждого из четырех лепестков. Под влиянием движений насекомых флаг отгибается назад, крылья отходят вниз и в стороны, а тычинки и гинецей вследствие известной упругости сохраняют горизонтальное положение и входят в соприкосновение с брюшком насекомого. Когда насекомое улетает, отогнутые лепестки, опять же в силу главным образом пружинящего действия ушек, возвращаются в прежнее положение и тычинки и гинецей укрываются в лодочке.

Описанный тип механизма опыления распространен у многих мотыльковых, наиболее обычен, но не единственный. Иногда, например у видов *лядвенца* (Lotus), *язвенника* (Anthyllis), *люпина* (Lupinus), *вязеля пестрого* (Coronilla varia), края лодочки близ верхушки срастаются, образуя полый конус, в нижней части которого помещаются пыльники, а верхняя часть обычно заполнена зрелой пыльцой. При отгибании лодочки тычинки наподобие поршня выталкивают пыльцу, а при более сильном надавливании выступает и гинецей. У части виковых на рыльце или непосредственно под ним имеется особая щеточка, которая при отгибании лепестков «выметает» из лодочки пыльцу и наносит ее на тело насекомого.

Особенность механизма опыления цветков разных видов *люцерны* (Medicago) заключается в наличии обязательного элемента, называемого «триппингом» (англ. tripping — выключение, отключение). В определенный момент, когда пчела или шмель размыкают лепестки, гинецей, жестко связанный с ними (помимо ушка, на крыльях цветков люцерны имеется еще специальный зубец, упирающийся в лепестки лодочки), выскакивает из лодочки и ударяет в брюшко насекомого. Без удара о какой-либо более или менее твердый предмет последующее проникновение пыльцевых трубок в ткань рыльца невозможно и опыления не происходит. Явление триппинга надежно предохраняет растение от самоопыления.

Сильные и сравнительно тяжелые насекомые типа пчел и шмелей, а также птицы получают преимущества при мотыльковом типе венчика и специализированных механизмах опыления, а различные мухи и мелкие слабые бабочки обычно не являются достаточно эффективными опылителями. При этом возникает биологический замок, открывающийся при определенных условиях и надежно хранящий гарантированные оп-

ределенным видам насекомых запасы пищи. Интересно, что имеет значение даже длина хоботка насекомого. Так, у многих клеверов длина тычиночной трубки составляет 9—10 см, что соответствует длине хоботка целого ряда шмелей и пчел. У обыкновенной пчелы хоботок короче, поэтому она лишь отгибает лодочку и собирает скопившуюся пыльцу, но при этом способствует перекрестному опылению. Советский энтомолог Э. К. Гринфельд (1955) установил, что во многих случаях пчелы оказываются даже более эффективными опылителями, чем шмели. При посещении только пчелами завязывается около 80% семян, а шмелями — 60% от количества посещенных цветков. Нередко короткохоботковые насекомые попросту похищают нектар, прокалывая покровы цветка снаружи. В этом случае опыление, разумеется, не происходит. Число насекомых, «ворующих» нектар, увеличивается весной и осенью, когда цветков сравнительно мало.

Плод бобовых, называемый бобом, развивается из единственного плодолистика. Он очень разнообразен по морфологическим и анатомическим особенностям, которые носят чисто приспособительный характер (рис. 98). Редко плод состоит из нескольких бобов (у представителей семейства с цветками, имеющими несколько плодолистиков). При созревании плодов часть семян абортируется, что зависит от ряда экологических факторов (недостаточность опылителей, засуха) и резко повышается при самоопылении. Бобы самых разных размеров. Рекорд величины боба, это одновременно и самый крупный плод в мире, принадлежит плодам *энтады лазящей* (Entada scandens), достигающим в длину иногда полтора метра.

Семена бобовых без эндосперма или со скудным эндоспермом (у мотыльковых обычно без эндосперма). Запасные питательные вещества откладываются непосредственно в семядолях. Снаружи семена покрыты плотной блестящей семенной кожурой, что в природных условиях позволяет семенам некоторых видов сохранять всхожесть в течение десятков лет. Недавно появилось сообщение, что удалось вырастить нормальные растения *люпина арктического* (L. arcticus) из семян, пролежавших в вечной мерзлоте 10 000 лет. Это, по-видимому, своеобразный рекорд анабиоза, т. е. длительной жизнеспособности в состоянии глубокого покоя. Другой рекорд принадлежит южноамериканскому мимозовому *море масличной* (Mora oleifera). Это дерево имеет самые крупные в мире семена, длина которых достигает 15—17 см.

У части видов бобовых семена прорастают, вынося семядоли над землей (надземное прорастание). Подземное прорастание считается более совершенным, так как обеспечивает семядолям защиту от поедания животными, вытаптывания, колебаний температуры и так далее. Этот тип прорастания свойствен всем викам, некоторым фасолевым и другим родам.

Разнообразие способов распространения у представителей семейства столь велико, что мы отметим лишь немногие и самые характерные из них. Читателям, вероятно, известны факты, когда зрелый боб растрескивается, вскрываясь двумя створками, которые одновременно с силой закручиваются и разбрасывают семена почти на метр от родительского растения. Растрескивание связано с особым расположением волокон механической ткани в перикарпии. Подобным образом разбрасываются семена многих виковых и фасолевых. Птицы поедают мелкие плоды видов *алисикарпуса* (Alysicarpus) и отдельные членики членистых бобов некоторых *десмодиумов* (Desmodium), способствуя тем самым их расселению на значительные расстояния. Для плодов многих бобовых, распространению которых способствуют млекопитающие, характерны разнообразные выросты или шипики на перикарпии, выполняющие роль зацепок. Такие выросты описаны у ряда представителей *солодки* (Glycyrrhiza), у *зорнии двулистной* (Zornia diphylla) и у видов *люцерны* (Medicago), *скорпиоруса* (Scorpiorus) и *мимозы* (Mimosa). Мясистые бобы «*таитянского ореха*», *инокарпуса съедобного* (Inocarpus edulis), весьма обычного на многих островах Океании, распространяют крабы.

Важнейшую роль в процессах расселения бобовых играют вода и ветер. Крыловидные выросты перикарпия, а они известны у представителей нескольких десятков родов, позволяют иногда плодам планировать на десятки метров, как это отмечено у тропического дерева *компассии малаккской* (Koompassia malaccensis). Плоды пустынного *аммодендрона Коноли* (Ammodendron conollyi) скручены таким образом, что под влиянием малейшего движения воздуха легко передвигаются по поверхности песка. Морское течение распространяет плоды или части плодов видов *цезальпиний* (Caesalpinia), *софоры* (Sophora), *кассии* (Cassia), *афзелии двупарной* (Afzelia bijuga) и др. Некоторые семена и плоды могут переноситься водой на сотни и тысячи километров. В 1921 г. А. И. Толмачев нашел остатки плодов и семян тропической лианы энтады лазящей близ островов Новая Земля у Югорского Шара, куда заходит последняя северная ветвь Гольфстрима. Не без основания полагают, что именно бобы этой лианы вселили древним норманддцам мысль о существовании Америки, которая фактически и была ими открыта до Колумба.

Ярко-красные или красные с черными отметками семена тропических видов *аденантеры*

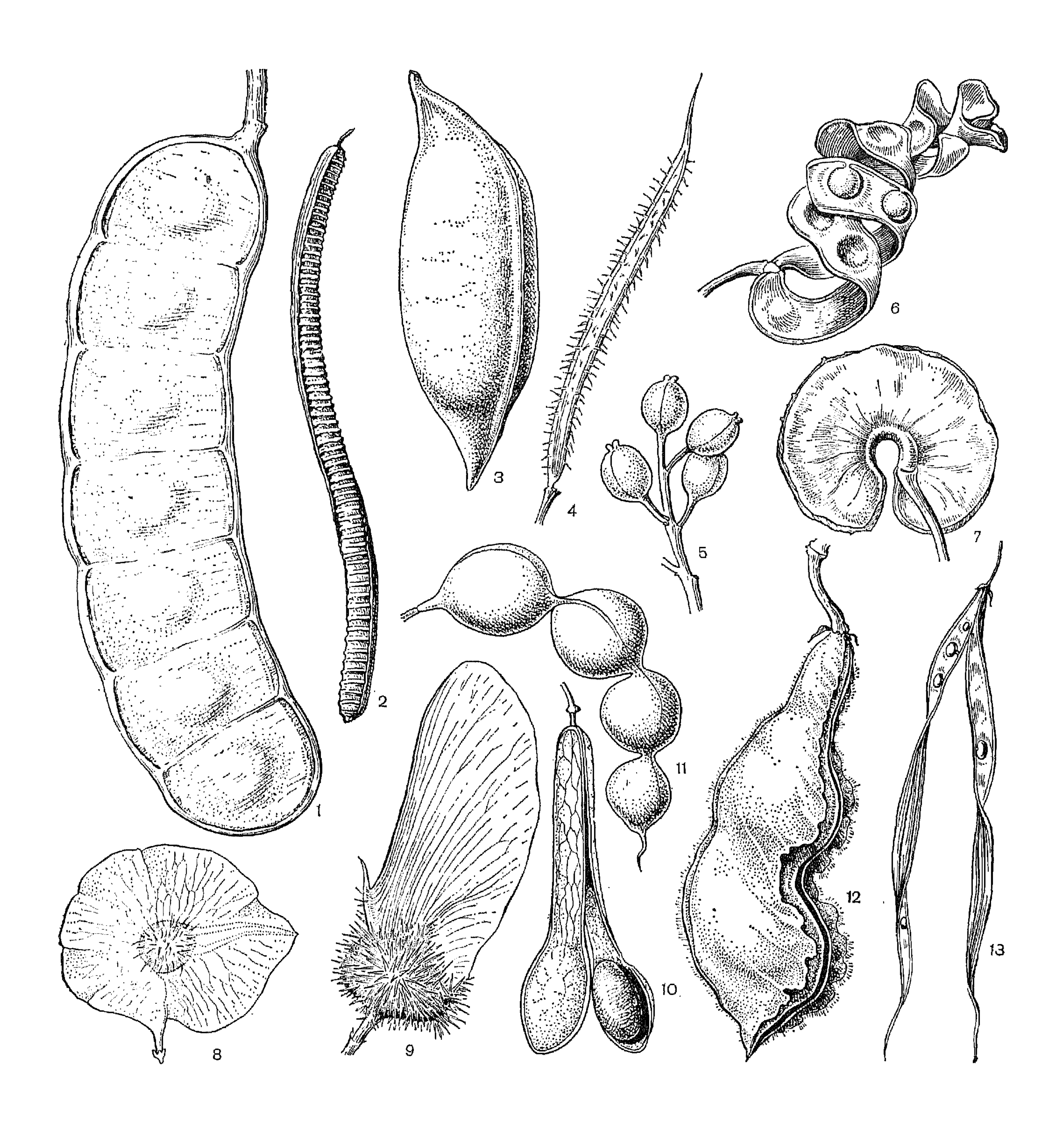



Рис. 98. Плоды некоторых бобовых:

*1* — энтада африканская (Entada africana); *2* — кассия видная (Cassia spectabilis); *3* — кастаноспермум южный (Castanospermum australe); *4* — шранкия тонкоплодная (Schrenkia leptocarpa); *5* — полистемонантус Динклажа (Polystemonanthus dinklagei); *6* — питецелобиум авремотемо (Pithecellobium auremotemo); *7* — энтеролобиум эллиптический (Enterolobium ellipticum); *8* — птерокарпус ежовый (Pterocarpus erinaceus); *9* — центролобиум мощный (Centrolobium robustum); *10* — амбурана цеарская (Amburana cearensis); *11* — мюллера чётковидная (Muellera moniliformis); *12* — мукуна высочайшая (Mucuna altissima); *13* — центросема бразильская (Centrosema brasilianum).

*двуцветной* (Adenanthera bicolor) и *аденантеры павлиньей* (A. pavonina), *эритрины* (Erythrina), *ормозии* (Ormosia), *абруса* (Abrus) привлекают диких голубей, попугаев и ворон, которые их охотно поедают и частично разносят. Семена *синдоры* (Sindora) и *афзелии* (Afzelia) снабжены мясистым ариллоидом, который сгрызают мыши и муравьи, одновременно растаскивая сами семена. Расселению бразильского вида *клитории кайянолистной* (Clitoria cajanifolia) способствуют слизистые выделения на их семенах.

Бобовые распространены очень широко — от Арктики до антарктических островов. По широте распространения представители подсемейства мотыльковых в целом уступают только злакам. В большинстве стран тропического, умеренно теплого и бореального климатов мотыльковые составляют значительную часть местной флоры. Лишь в холодном климате доля их участия сравнительно невелика. Известно, например, что во флоре острова Калимантан мотыльковые занимают по числу представленных там родов 6-е место, в Новой Каледонии — 3-е, на Марианских островах — 3-е, во флоре Бразилии мотыльковые уступают лишь четырем семействам, в Италии они на 5-м месте, а в Исландии и Гренландии, т. е. в холодном климате, только на 10. Примерно 10% видового состава флоры СССР приходится на мотыльковые (2-е место после сложноцветных). В СССР произрастает около 1000 видов самого крупного рода — *астрагал* (Astragalus).

Представители двух других подсемейств — мимозовые и цезальпиниевые — заметно уступают по широте распространения мотыльковым. Это преимущественно тропические и отчасти субтропические растения. Во многих тропических странах мимозовые и цезальпиниевые являются заметными компонентами местной флоры. Севернее 40° с. ш. они встречаются редко. Так, в Средней Азии и на Кавказе известны немногие дикорастущие виды *багряника* (Cercis), *гледичии* (Gleditsia caspia) и *мимозки* (Lagonychium farctum). В южном полушарии некоторые мимозовые, представители рода прозопис (Prosopis), доходят в Патагонии до 56° ю. ш., однако общей картины — тяготения к тропикам и субтропикам — это не нарушает. Известно несколько современных центров видового разнообразия мимозовых и цезальпиниевых. В Австралии и Африке, например, обитает несколько сот видов *акаций* (Acacia, табл. 28), а в Южной Америке — почти 400 видов кассии.

Верхние высотные пределы распространения мотыльковых (цезальпиниевые и мимозовые почти никогда не переходят границу со среднесуточной температурой самого холодного месяца года, равной 0 °С) нередко совпадают с пределами распространения цветковых растений. В Азии некоторые альпийские виды *термопсисов* (*термопсис альпийский* — Thermopsis alpina и *термопсис вздутый* — T. inflata), астрагалов, *остролодочников* (Oxytropis), *копеечников* (Hedysarum), *страчия тибетская* (Stracheya tibetica) поднимаются до 4500 и даже 5000 м над уровнем моря.

Способность адаптироваться к самым разнообразным природным условиям поразительна у мотыльковых. Они легко проникают во многие растительные сообщества и часто являются их эдификаторами. Считается, что в травостоях лесной и лесостепной зон мотыльковые составляют 10—20% всей массы. В заповеднике под Курском (Стрелецкая степь) на площади в 100 м² среди 117 видов насчитывали 12 видов бобовых. В прериях Северной Америки, являющихся аналогами европейских степей, особую роль играют разные виды мотыльковых из родов *псоралея* (Psoralea), астрагал, солодка и *баптизия* (Baptisia). Здесь же очень часты кустарниковые мимозовые из рода прозопис. Значительно участие мотыльковых в создании различных кустарниковых сообществ Средиземноморья и Западной и Средней Азии. Незабываемое впечатление производят сообщества нагорных ксерофитов, в которых большое участие принимают ксерофильные представители бобовых. Особенно впечатляющи плотные колючие, прижатые к земле подушки трагакантовых астрагалов и эспарцетов.

Многие бобовые великолепно приспособились к дефициту влаги на тяжелых и неплодородных глинистых почвах или на подвижных песках. У *верблюжьей колючки* (Alhagi pseudalhagi) корни достигают грунтовых вод на глубине 3—4 м, возможно, и больше, что позволяет растениям селиться в глинистых, каменистых и даже солончаковых пустынях. Длинные шнуровидные корни *песчаных акаций* (Ammodendron) хорошо удерживают растения на сыпучих песках Каракумов и Кызылкума, одновременно закрепляя их. Характерный саванный пейзаж создают ксерофильные с плоскими зонтиковидными кронами, мелколистные и колючие виды африканских акаций, *паркий* (Parkia) и *брахистегий* (Brachystegia). У австралийских ксерофильных акаций листья часто превращены в филлодии.

Во влажных тропиках и субтропиках бобовые часто входят в состав леса как основные породы. В среднегорных лесах Гавайских островов главным лесообразующим деревом является мотыльковое *эдвардсия златолистная* (Edvardsia chrysophylla). Два других вида этого рода — *эдвардсия четырехкрылая* (E. tetraptera) и *эдвардсия мелколистная* (E. microphylla) — занимают сходное место в лесах некоторых

типов в Новой Зеландии. Крупный, длиной до 5 см, красивый цветок эдвардсии четырехкрылой избран национальным цветком этой страны. Интересно, что Гватемала получила свое название от местного имени характерного растения здешних лесов — *мироксилона бальзамоносного* разновидности Перейры (Myroxylon balsamum var. pereirae).

Редкий во влажных тропиках случай однопородных лесов представляет мора высокая из мимозовых, образующая на острове Тринидад чистые леса с ровным древесным пологом. Сухие тропические леса и редколесья, так называемые «леса Чако» в провинциях Гран-Чако (Парагвай и Аргентина) и Юнгас (в предгорьях Анд в Боливии), едва ли не наполовину состоят из разных бобовых (чаще виды прозописа).

Говоря об огромной распространенности бобовых, следует, однако, указать и те сообщества и местообитания, куда представители этого семейства никогда не входят. Так, бобовые почти отсутствуют в пресноводных сообществах, нет их среди настоящих мангров. Известно лишь одно водное мимозовое — *нептуния огородная* (Neptunia oleracea), широко распространенная в тропических водоемах. Нет бобовых и среди эпифитов, поскольку у них тяжелые и замедленно прорастающие семена. Неизвестны случаи паразитирования бобовых на других растениях.

Общеизвестна выдающаяся роль бобовых в жизни человечества. По экономической значимости они уступают только злакам. Помимо весьма большой группы пищевых, среди бобовых много кормовых, технических, медоносных, лекарственных, декоративных, дающих ценную древесину представителей. Здесь мы остановимся лишь на некоторых важнейших сторонах использования бобовых, отмечая в большинстве случаев лишь основные применения каждого вида.

Наряду со злаками семена многих мотыльковых — это древнейшая составная часть человеческого рациона всех времен и почти всех народов. Семена мотыльковых исключительно богаты протеинами, причем одновременно содержат достаточные количества крахмала. Некоторые культивируемые виды накапливают в семенах много жирного масла (соя, арахис).

К числу главнейших культурных растений мирового значения относится *соя* (Glycine max). Неизвестный в диком виде, этот однолетник культивируется сейчас на площади 44,4 млн. га, причем примерно половина посевов размещена в США, а треть в КНР. Основные районы культуры в СССР — Приморский край, Украина и Северный Кавказ. Протеины сои по своему аминокислотному составу близки к протеинам мяса. Соевое масло (15—26 % от массы семян) используют для производства конфет, соусов, соевого молока, а также при изготовлении маргарина, мыла, глицерина, лаков и красок. Соевый жмых — ценный концентрированный корм, богатый протеином (до 40 %). Родина этой культуры, очевидно, Китай, где соя была известна не менее 4—5 тыс. лет назад. Из Китая она попала в Японию и Корею. В Европу завезена в конце XVIII в.

*Фасоль обыкновенная* (Phaseolus vulgaris) — одно из главных растений древнего земледелия Южной и Центральной Америки. В диком виде она неизвестна, но предполагают, что родоначальником культурной фасоли был дикий аргентинский вид *фасоль аборигенная* (P. aborigineus). Испанцы доставили фасоль в Европу после путешествий Колумба. В России ее выращивают с XVII — XVIII вв. Посевы фасоли на зерно (около 20 культивируемых видов из 200) составляют ныне около 23 млн. га. Главные ее производители — Индия, Бразилия, КНР, Мексика и Румыния. Зрелые семена фасоли содержат в среднем 24—27 % протеинов, их употребляют отварными. Для приготовления различных кушаний во многих странах используют недозрелые бобы. В разных районах Америки возделывают *тепари* (P. acutifolius), которая была введена в культуру в Мексике не менее 5000 лет назад. В среднеазиатских республиках, кроме достаточно широко возделываемой фасоли обыкновенной, часто возделывают *маш* (Vigna radiata).

*Земляной орех* (Arachis hypogaea, рис. 99) — культурный вид мирового значения, родиной которого является Южная Америка. Под культурой занято около 19 млн. га. Основные площади сосредоточены в Индии, Китае и на Африканском континенте. Арахис ценится прежде всего из-за масла невысыхающего типа, которого в семенах содержится от 40 до 60 %. Масло арахиса используют в консервной и пищевой промышленности, поджаренные семена, как известно, лакомство. Замечательна биология этого растения. Перекрестное опыление у него почти нацело утрачено; преобладают самоопыляющиеся, цветущие лишь один день цветки. Ножка оплодотворенной завязи и нижняя ее часть (гинофор) начинают расти за счет вставочной меристемы сперва вертикально, а потом изгибаются по направлению к почве. Достигнув почвы, гинофор проникает в нее, на нем появляется мицелий симбиотического гриба, после чего рост останавливается. Семена созревают на глубине 8—10 см, хорошо защищенные от действия сухого жаркого воздуха.

*Горох* (Pisum sativum) возделывают во многих странах земного шара. Посевная площадь гороха в мировом земледелии около 11 млн. га. Наибольшие площади в СССР (около 4 млн. га)

и КНР. В диком виде горох не встречается, родиной его на основе археологических находок считают Переднюю Азию. Посевы гороха были широко распространены в Древней Руси. Зрелые семена — известный пищевой продукт. Недозрелые семена главным образом мозговых сортов и бобы консервируют. Семена, зеленая масса, сено, силос из гороха являются отличным кормом для скота.

*Нут* (Cicer arietinum) — однолетник, также неизвестный в диком состоянии, занимает более 10 млн. га и особенно широко культивируется в Индии и Пакистане. Белосемянные сорта обычно используют в пищу, прочие — на корм скоту.

В Средиземноморье начиная с каменного века широко возделывают *конские* (кормовые) *бобы* (Faba bona). Это нетребовательное к теплу влаголюбивое растение широко используется в Западной Европе как пищевое (всего в мире им занято 4,7 млн. га), но в СССР культивируется главным образом как кормовое.

Весьма перспективными для тропических районов считаются бобовые, образующие подземные клубни. В этих клубнях, помимо крахмала, содержатся значительные количества протеина (до 20%), чем они превосходят такие известные пищевые клубненосные растения, как кассава, картофель и ямс. Известны два вида «ямсовых бобов», отдельные клубни которых достигают 3 кг. Родина одного из них — *пахиризуса вырезного* (Pachyrhizus erosus) — Мексика, другого — *пахиризуса клубневого* (P. tuberosus) — Бразилия.

Пищевые достоинства представителей подсемейства цезальпиниевых и мимозовых значительно уступают таковым мотыльковых, однако и среди них есть виды, широко используемые в мировой экономике.

В плодах «цареградских рожков», или рожкового дерева (Ceratonia siliqua), широко культивировавшегося в Средиземноморье, содержатся камедь и сахара. В настоящее время наиболее крупные его плантации на Кипре. Родина *тамаринда индийского* (Tamarindus indica) в сухих саваннах Западной Африки, даже столица Сенегала Дакар названа от местного названия тамаринда («dakar»). Ныне тамаринд культивируют во всех тропических странах ради плодов, в кисловато-сладкой пульпе которых содержится 30—40% сахаров, лимонная, виннокаменная, уксусная кислоты и витамин С. Только в Индии для местного использования и экспорта ежегодно собирают свыше 250 000 т плодов.

Кормовое значение мотыльковых неоценимо. На первом месте в мире по занимаемой площади, несомненно, стоят виды *клевера* (Trifolium). Культивируются 12—15 видов, многие

Рис. 99. Земляной орех, или арахис подземный (Arachis hypogaea).

из которых уже неизвестны в диком состоянии. Наиболее древним видом клевера, по-видимому, является *берсим*, или *клевер александрийский* (T. alexandrinum). В СССР большое распространение получил *клевер красный*, или *луговой* (T. pratense). В диком состоянии он произрастает по всей Европе, где его начали культивировать с XIV в. В СССР общая площадь посевов — около 8 млн. га. В Австралии основным пастбищным клевером еще в 20-х годах XX в. сделался средиземноморский вид *клевер подземный* (T. subterraneum). У этого вида имеется особое приспособление для переживания засухи: головки с клейстогамными, самоопыляющимися цветками, которые к концу цветения зарываются в почву, где бобы и созревают.

Не меньшее кормовое значение, чем клевера, имеют виды *люцерн* (Medicago). Кормовая ценность многих люцерн в среднем выше, чем у клеверов. Из большого числа культивируемых видов отметим прежде всего *люцерну посевную*, или *синюю* (M. sativa). Мировая площадь ее посевов более 20 млн. га. Люцерну опыляют исключительно насекомые, и, когда насекомых не хватает (на 1 га посева приходится около 500 млн. цветков), продукция семян резко падает. Менее распространены, но также культивируются как кормовые *эспарцет посевной* (Onobrychis sativa) и *люпин желтый* (Lupinus luteus). У последнего на корм используют только специально выведенные низкоалкалоидные сорта («сладкий люпин»). В засушливых районах США и Канады, а также в КНР в качестве хорошей кормовой травы широко культивируется *донник белый* (Melilotus albus). Весьма важным пастбищным растением пустынь и полупустынь Средней Азии является упомянутая верблюжья колючка, богатая сахарами, которые в жаркую погоду выделяются на стеблях и листьях в виде беловатого налета.

Наряду с мотыльковыми последние десятилетия важное кормовое значение для тропиков приобрели некоторые мимозовые. В этой роли выступают прежде всего некоторые африканские акации, главным образом *акация беловатая* (Acacia albida) и американские и афроазиатские виды рода *прозопис* (Prosopis). Особо перспективным считается широко исследуемое дерево *леукена светлоголовчатая* (Leucaena leucocephala). Родина этого вида леуцены — Центральная Америка, но сейчас он культивируется под тропиками почти повсеместно. Считается, что ценность получаемой от леуцены зеленой массы не уступает питательной ценности люцерны, но растение в 1,5—2 раза урожайнее последней.

Наиболее ценную в мире древесину дает *перикопсис высокий*, или *золотистая афрормозия* (Pericopsis elata), заготовляемая в лесах Ганы. Различные высокоценные сорта розового, красного и черного дерева поставляют тропические виды *дальбергий* (Dalbergia) и *птерокарпусов* (Pterocarpus, рис. 100). Высокие деревья из рода *интсия* (Intsia), произрастающие в Юго-Восточной Азии и Меланезии, дают высококачественную древесину для производства мебели. Близкую по свойствам древесину дают деревья (главным образом африканские), относящиеся к видам рода *афзелия* (Afzelia).

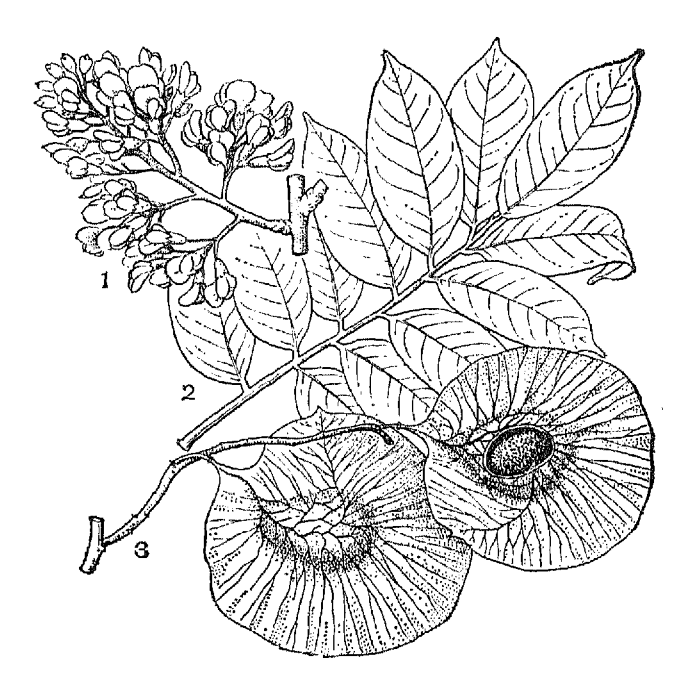


Рис. 100. Птерокарпус Сайаукса (Pterocarpus soyauxii):

*1* — соцветие; *2* — лист; *3* — плоды.

Техническое значение бобовых связано главным образом с наличием у ряда их представителей различных камедей, бальзамов, красящих и ароматических веществ. Растворимые камеди, например камедь *сенегальской акации* (Acacia senegal), используют в качестве основы для производства красителей и отчасти в медицине. Трагакантовая камедь, добываемая в СССР, Иране и Турции из разных кустарниковых астрагалов, относящихся к секции трагаканта (Astragalus sect. Tragacantha), способна сильно набухать: 5 г камеди поглощают 200 г воды. Благодаря этому свойству камедь применяют в ряде отраслей промышленности, например в текстильной, кондитерской, лакокрасочной и др.

Различные виды *копаифер* (Copaifera) из тропических районов Южной Америки дают так называемый копайский бальзам, используемый в лаковой промышленности, меньше — в ме-

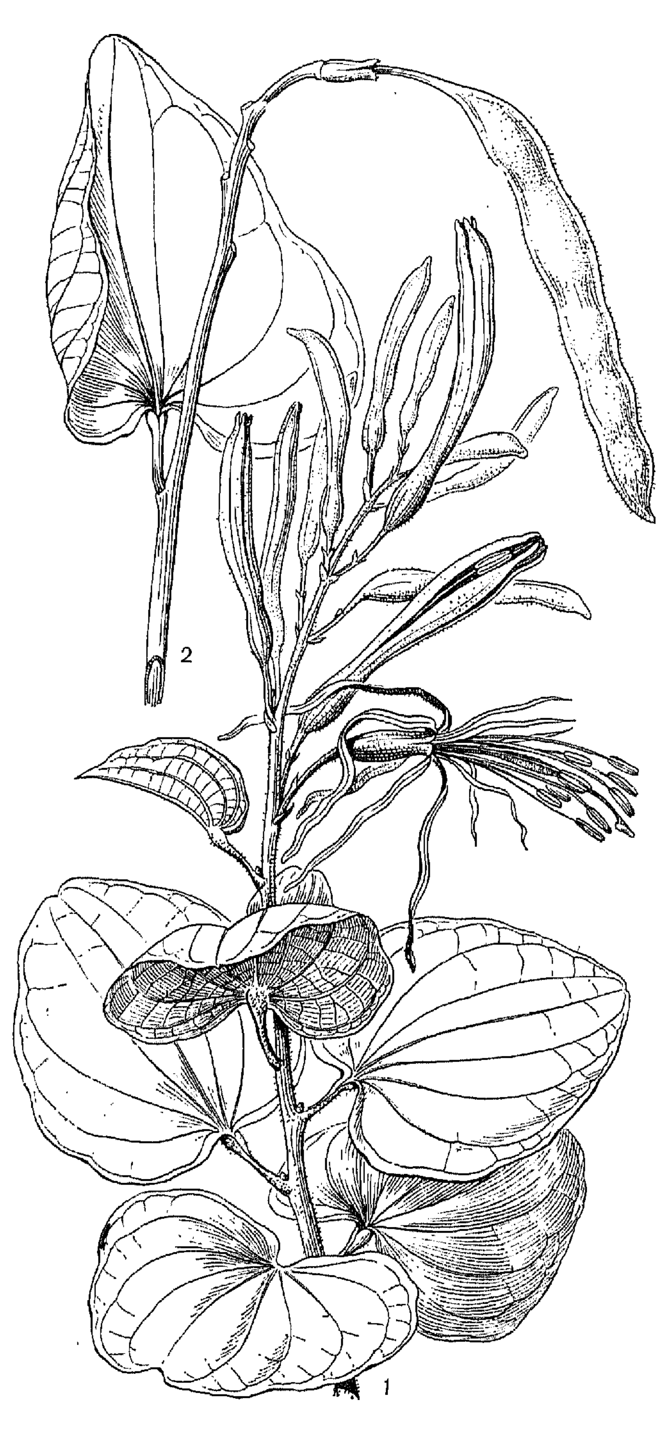



Рис. 101. Баугиния цельнолистная (Bauhinia holophylla):
*1* — ветвь с цветками; *2* — ветвь с плодом.

дицине. *Трахилобиум бородавчатый* (Trachylobium verrucosum) служит источником занзибарского бальзама, а *кампешевое дерево* (Haematoxylum campechianum) из Центральной Америки — важного красителя гематоксилина. Из плодов «диви-диви», которые получают от двух южноамериканских видов рода *диптерикс* (Dipteryx), выделяют кумарин — вещество с запахом свежего сена, которое широко применяют при производстве мыла, туалетной воды, а также ряда пищевых продуктов.

Применение бобовых в медицине имеет давнюю историю. Среди представителей семейства ряд растений, например виды *кассия* (Cassia) и *софора японская* (Styphnolobium japonicum), в качестве лекарственных имеют мировое значение.

Упоминания заслуживают *калабарские бобы*, или *физостигма ядовитая* (Physostigma venenosum), дикорастущие в лесах тропической Африки. Калабарские бобы, содержащие токсичные алкалоиды, очень ядовиты. На родине их применяли как «судилищные бобы» под названием эзера. Человеку, заподозренному в преступлении, давали выпить отвар трав, куда входили и калабарские бобы; смерть означала подтверждение обвинения, в противном случае испытуемый считался оправданным. Из калабарских бобов получают алкалоид эзерин, который находит применение в офтальмологии. Цветки софоры японской, культивируемой сейчас в 82 странах, являются промышленным источником получения рутина. Мировое значение имеют заросли среднеазиатских *солодки голой* (Glycyrrhiza glabra) и *солодки уральской* (G. uralensis). Корни солодок содержат сапонины с выраженным действием на водно-солевой обмен в организме. Экстракты корня широко применяют в пищевой промышленности для изготовления халвы.

Важнейшими из применяемых в медицине бобовых, несомненно, являются несколько видов кассий. *Кассия узколистная*, или *сенна* (C. angustifolia), и *кассия остролистная* (C. acutifolia) — африканского происхождения, дают александрийский лист, содержащий антрагликозиды и уже в течение нескольких сотен лет применяющийся как слабительное. Разводят кассии во многих странах с теплым климатом. В СССР эти и некоторые другие виды культивируют в Южном Казахстане и Туркмении на площади 200—370 га.

Из многочисленных декоративных мотыльковых упомянем так называемую *белую акацию*, или *робинию ложноакациевую* (Robinia pseudacacia) — американскую древесную породу, ныне широко культивируемую по всему миру в умеренной зоне, и названную выше софору японскую. Настоящим украшением многих са-

дов Европы является *золотой дождь* (Laburnum anagyroides). Самыми же красивыми мотыльковыми признают виды *клиантуса*, или *красоцвета* (Clianthus, табл. 27), происходящие из Новой Зеландии и Австралии. Два других подсемейства также очень богаты великолепными декоративными растениями, которые, к сожалению, могут культивироваться почти исключительно в тропиках и субтропиках.

Повсеместное распространение в тропиках получило «дождевое дерево», или *саманея* (Samanea saman). Гигантские плосковатые кроны этих деревьев хорошо защищают улицы многих населенных пунктов от палящих лучей тропического солнца, но вряд ли могут защитить ночью от дождя, поскольку ее листочки, как и у многих других бобовых, складываются на ночь. В некоторых местах саманея, родиной которой, по-видимому, является Венесуэла, натурализовалась, создав вторичный «саванный» пейзаж.

Под названием «орхидного» дерева известны в тропиках некоторые крупноцветные виды *баугиний* (Bauhinia, рис. 101). Мадагаскарский *делоникс царский* (Delonix regia, табл. 26) ныне является украшением всех тропических стран. К бобовым принадлежит еще одно из самых красивых деревьев мира, родина которого Бирма,— *амхерстия благородная* (Amherstia nobilis).

Рассказ о бобовых был бы явно неполным без упоминания о ряде ценных растений, которые в настоящее время используются недостаточно, но являются важным резервом в экономике всего человечества. В последние годы установлено, что некоторые бобовые из районов с засушливым климатом содержат в надземных частях большие количества белка и после соответствующей селекции их можно использовать как кормовые растения.

Очень высоко оценивают кормовые достоинства *кассии Стурта* (Cassia sturtii) — красиво цветущего кустарника из пустынь и полупустынь Южной Австралии. В культуре в засушливых районах Западной Азии этот вид дает около 1 т сена с гектара. Не менее интересен *тамаруго* (Prosopis tamarugo) — дерево, растущее в бесплодной пустыне Атакама (Чили), где почву покрывает мощная корка соли. В подобных условиях могут существовать лишь очень немногие высшие растения, но тамаруго превосходно развивается и дает отличный корм для овец. Испытание этих растений представляет определенный интерес для пустынных районов нашей страны. Значительный интерес для испытаний представляет *гуар* (Cyamopsis tetragonoloba) — травянистое растение, недавно культивируемое для пищевых целей в Индии, а в последние годы и в США. Семена гуара в эндосперме содержат камедь, используемую в косметике и парфюмерии, а большое количество белка и жирного масла делают гуар весьма ценным пищевым растением при условии промышленной культуры.

## ПОРЯДОК КОННАРОВЫЕ (CONNARALES)

### СЕМЕЙСТВО КОННАРОВЫЕ (CONNARACEAE)

Коннаровые — небольшое почти исключительно тропическое семейство, включающее около 20 родов и приблизительно 380 видов. Два рода коннаровых — *рурея* (Rourea) и *коннарус* (Connarus, рис. 102) насчитывают 80—90 видов и около 100, роды *кнестис* (Cnestis), *агелея* (Agelaea) и *бирсокарпус* (Byrsocarpus) — по нескольку десятков, а прочие роды олиготипны или монотипны.

Коннаровые особенно широко представлены в тропической Африке. Здесь сосредоточено не менее трети всех видов и 7 эндемичных родов. Роды коннарус и рурея имеют пантропическое распространение. Несколько родов имеют палеотропический ареал. В тропической Америке, помимо весьма обычных коннаруса и руреи и двух-трех родов, общих с Африкой, обитают еще несколько эндемичных родов. Океания и тропическая Австралия бедны коннаровыми и представлены немногими видами коннаруса и руреи.

В семействе полностью отсутствуют травы, а высокие деревья крайне редки. Наиболее обычны вечнозеленые деревья высотой 10—15 м или крупные лианы длиной до 20—40 м. Они обитают главным образом по краю влажнотропического леса или вдоль песчаных берегов рек. В Восточной Африке и иногда в Южной Америке нередки также листопадные кустарники, растущие в саванне.

Листья коннаровых непарно-перистосложные (см. рис. 102), но у некоторых представителей они тройчатые или даже однолисточковые. У калимантанского *псевделлипантуса щитовидного* (Pseudellipanthus peltatus) листочек щитовидный. При основании черешочков всегда имеются особые утолщения, так называемые подушечки. Эти подушечки при изменении тургора способны приводить в движение молодые листочки. У взрослых листьев способность к движению ограничена, но у *руреи мимозовидной* (R. mimosoides) из Индонезии листочки складываются на ночь. Подобно многим тропи-

Рис. 102. Коннарус Патриса (Connarus patrisii):
*1* — ветвь с цветками; *2* — цветок; *3* — плоды.

ческим растениям, размеры листьев коннаровых иногда весьма значительны. Лист небольшого западноафриканского деревца *жоллидоры Дюпаркэ* (Jollydora dyparquetiana) нередко достигает в длину 50 см и имеет 4 пары блестящих крупных, до 0,5 м длиной, листочков.

Цветки сравнительно мелкие, актиноморфные, (4)5-членные, обычно морфологически обоеполые, редко однополые, как у монотипного калимантанского рода псевделлипантус (Pseudellipanthus), часто ярко окрашены. Несмотря на небольшие размеры, ярко окрашенные цветки хорошо заметны среди листвы еще и потому, что часто собраны в многоцветковые соцветия, группирующиеся близ концов ветвей. Цветки западноафриканского рода *жоллидора* (Jollydora), напротив, сидят на довольно толстых сероватых ветках (каулифлория) беловатыми или ярко-желтыми густыми пучками. У саванных видов, например у восточноафриканской *бурттии сливовидной* (Burttia prunoides), цветки распускаются до появления листьев. Все виды семейства опыляются насекомыми. Цветки бывают очень ароматичны. У *кнестиса ржавчинного* (C. ferruginea) — довольно обычного вьющегося кустарника из лесов тропической Западной Африки — этот аромат напоминает запах ландыша. Помимо высокой ароматичности, для привлечения насекомых в цветках коннаровых часто выделяется сахаристая жидкость, которую, по-видимому, вырабатывают особые желёзки. Такие желёзки имеются при основании тычиночной трубки у некоторых видов рода *эллипантус* (Ellipanthus).

Гинецей состоит обычно из 5 свободных плодолистиков, из которых нередко развивается лишь один. У коннаруса, жоллидоры, эллипантуса и некоторых других гинецей мономерный. Завязь всегда очень густо опушена. В каждой завязи закладываются по два ортотропных или реже анатропных семязачатка, причем один, как правило, редуцируется, поэтому зрелый плод всех членов этого семейства, исключая виды рода жоллидора, односемянный.

Запасные вещества чаще откладываются в прямых довольно толстых семядолях или отчасти и в эндосперме, если он имеется. Многие коннаровые замечательны явственной триморфной гетеростилией, которая ведет к функциональной однополости цветков и препятствует тем самым самоопылению. Десять тычинок располагаются в два круга, причем наружные короче внутренних, а столбики либо длиннее всех тычинок, либо короче их.

Большинство коннаровых цветет раз в году. Образующиеся плоды — сухие или сочные листовки, реже бобы, очень редко нераскрывающиеся, например, у жоллидоры и *гемандрадении* (Hemandradenia), достигают обычно нескольких сантиметров в длину. Зрелые плоды вскрываются еще на дереве и становятся хорошо заметными благодаря эффектному контрасту оранжевого или шарлахово-красного снаружи перикарпия (частично внутри блестяще-зеленого) и блестяще-бурого или черного крупного семени, редко имеющего ярко окрашенную саркотесту. Единственное крупное семя коннаровых (исключая род жоллидора, где два семени) покрыто отчасти плотной спермодермой, не повреждающейся в желудочно-кишечном тракте животных, отчасти мясистой сладковатой саркотестой, имитирующей ариллус. Семя обычно несколько выставляется из вскрывающегося плода и хорошо заметно, а у южнобирманского вида *шелленбергии стеркулиелистной* (Schellenbergia sterculiifolia) даже повисает на длинном семяносце.

Зрелые плоды и семена привлекают птиц и особенно обезьян, которые способствуют тем самым их расселению.

Практическое значение коннаровых небольшое. *Коннарус гайанский* (C. guianensis) дает ценную древесину. Местные жители иногда едят мясистую саркотесту семян некоторых коннаровых. Специалисты, работавшие в тропиках, указывают, что в народной медицине корни и листья некоторых коннаровых используют для лечения зубной боли, дизентерии, а иногда как тонизирующее, глистогонное или слабительное, но ни один из видов фармакологически пока не изучен.

## ПОРЯДОК ПОДОСТЕМОВЫЕ (PODOSTEMALES)

### СЕМЕЙСТВО ПОДОСТЕМОВЫЕ (PODOSTEMACEAE)

Семейство подостемовых, включающее 45 родов и около 130 видов, широко распространено во всех тропических областях, но преимущественно в Южной Америке. Отдельные виды встречаются и вне тропиков — в Южном и Юго-Восточном Китае, Японии (остров Кюсю), Южной Африке, на острове Мадагаскар, Сейшельских островах и в атлантической Северной Америке, где один из видов — *подостемон роголистниковый* (Podostemon ceratophyllum) — достигает 46° с. ш. (Канада, река Оттава). Все представители подостемовых являются погруженными в воду травами, обитающими обычно в бурных горных реках, водопадах и других стремительно текущих горных потоках. Поселяются они на каменистых субстратах — подводных скалах и камнях. Существование в столь своеобразных условиях наложило на подостемовых глубокий отпечаток. По внешнему облику их едва ли можно принять за цветковые растения: они больше похожи на мхи, особенно печеночные, водоросли или лишайники.

Морфология их вегетативных органов характеризуется высокой специализацией, чрезвычайным разнообразием и большой сложностью. От основания обычно маленькой первичной оси развиваются растущие во всех направлениях нитевидные или плоские листовидные более или менее широкие зеленые образования, называемые слоевищем или таллусом. Полагают, что они имеют корневую природу. Таллус очень прочно прикреплен к субстрату, что препятствует отрыванию растений, живущих в быстро текущих водах. Тесная связь с субстратом достигается посредством ризоидовидных волосков на нижней стороне таллуса, а также возникающими экзогенно особыми прикрепительными органами — гаптерами (рис. 103, *2*), которые образуются на таллусе и в нижних частях отходящих от него побегов. Они появляются вначале как кеглеобразные выросты, дисковидно расширяющиеся на концах, иногда пальчатоветвящиеся и прижимающиеся к камням и скалам наподобие присосок. Гаптеры очень напоминают аналогичные органы у бурых водорослей. У одних родов (*тристиха* — Tristicha, *подостемон* — Podostemon) таллус похож на тонкое ползучее корневище (рис. 103),

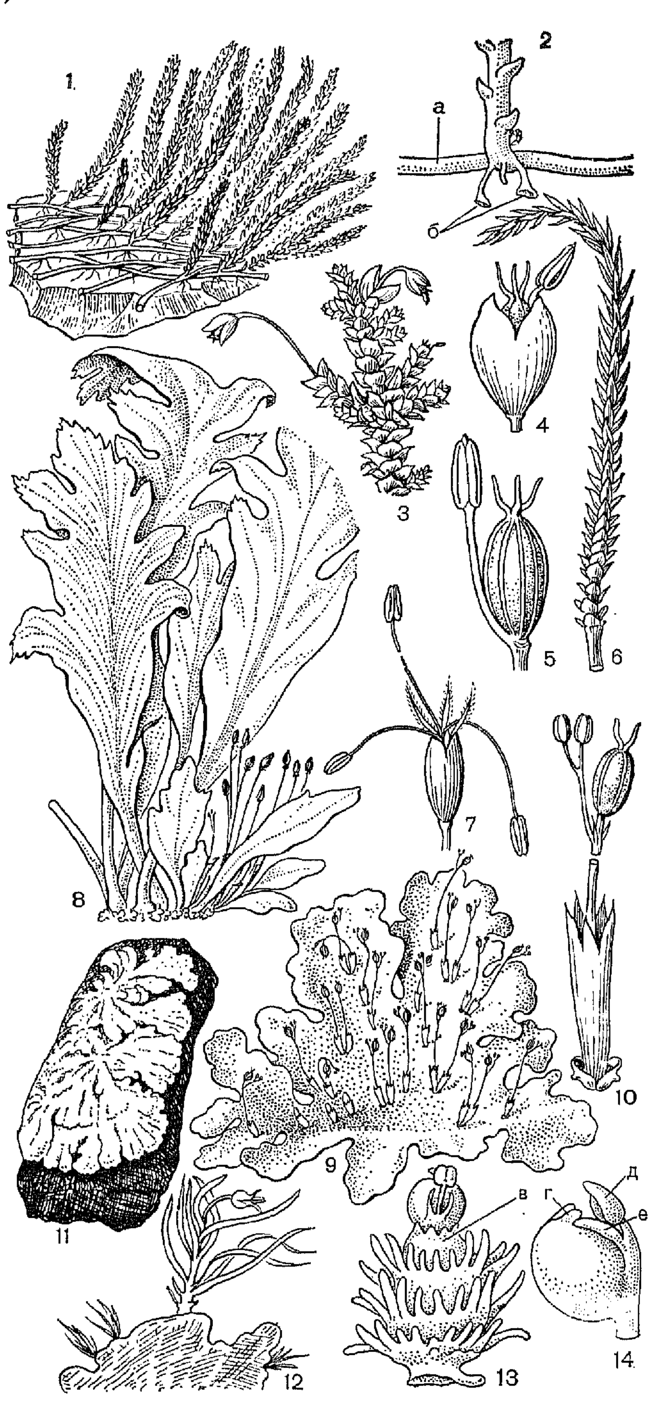



Рис. 103. Подостемовые.

Тристиха моховидная (Tristicha hypnoides): *1* — общий вид растения, прикрепленного к камню, видны похожие на корни или корневище тяжи слоевища и отходящие от него олиственные побеги; *2* — слоевище (*а*) с основанием побега и гаптерами (*б*); *3* — часть растения с репродуктивными побегами; *4* — цветок со сросшимся околоцветником; *5* — андроцей и гинецей; *6* — вегетативный побег. Дальзелия ветвистая (Dalzellia ramosissima): *7* — цветок. Маратрум полезный (Marathrum utile): *8* — общий вид растения с отходящими от слоевища листьями и репродуктивными побегами с плодами. Инверсодикрея прозрачная (Inversodicraea pellucida): *9* — общий вид растения (слоевище с репродуктивными побегами); *10* — репродуктивный побег с покрывалом и зигоморфным цветком. Лавия цейлонская (Lawia zeylanica): *11* — общий вид растения с лишайниковидным слоевищем, прикрепленным к камню; *12* — часть слоевища с расположенными по его краю побегами. Лавиелла японская (Lawiella kiushiana): *13* — репродуктивный побег с листьями, *в* — покрывало в основании цветка; *14* — андроцей с гинецеем (*г* — рыльца, *д* — тычинка, *е* — стаминодий).

у других (*дикрея* — Dicraeia) он обычно лентовидный, частично ползучий и частично плавающий или похожий на бурую водоросль *фукус* (Fucus), у третьих (*лавия* — Lawia) таллус листовидный, твердый, плотно прижат к субстрату и похож на лишайник (рис. 103, *11—12*). У рода *инверсодикрея* (Inversodicraea) таллус вместе с цветочными побегами очень напоминает мох маршанцию (рис. 103, *9*).Таллус у многих видов несет важную ассимиляционную функцию. От таллуса, по его краям или на поверхности большей частью эндогенным путем возникают обычно в большом числе вторичные побеги — вегетативные, от которых отходят репродуктивные (тристиха), или только репродуктивные (рис. 103). Вторичные побеги бывают или очень маленькими, или длиной до 1 м. Вегетативные и репродуктивные побеги могут очень резко различаться по размеру. Так, у американского вида *подостемон диморфный* (P. dimorphum) вегетативные побеги имеют длину 20—60 см, а репродуктивные лишь 3 мм. Листья на побегах двурядные или трехрядные, при основании часто с влагалищем, цельные, ланцетовидные или линейные, реже многораздельные, длиной от нескольких миллиметров до 1 м. У них нет устьиц. Их эпидермис, так же как и наружные ткани всех других органов, обычно сильно пропитан кремнеземом, благодаря чему при понижениях уровня воды растения не высыхают. Цветки одиночные, верхушечные или реже пазушные, иногда в малоцветковых зонтиковидных соцветиях, очень мелкие, обоеполые, актиноморфные или зигоморфные. Околоцветник простой, обычно из 5 или 3—2 свободных или более или менее сросшихся петалоидных сегментов (рис. 103, *4*), или он в виде кольца из мелких чешуй, или отсутствует, в последнем случае цветочная почка заключена в специальное покрывало. Тычинок 1—4 или много; нити их у основания большей частью сросшиеся; нередко имеются стаминодии (рис. 103, *14*), которые иногда считают сегментами околоцветника. Гинецей вторично синкарпный, из 2, реже 3 плодолистиков, со свободными, реже сросшимися при основании столбиками. Завязь верхняя, 2(3)-гнездная, с многочисленными, редко 2—4 (род *фармерия* — Farmeria) семязачатками на толстой плаценте. Плод — септицидная, часто ребристая коробочка. Семена мелкие, многочисленные, без эндосперма, с ослизняющейся тестой.

Семейство подостемовых разделяют на 2 подсемейства: тристиховые (Tristichoideae) и подостемовые (Podostemoideae), каждое из которых распространено в обоих полушариях. В систематическом отношении подостемовые ближе всего стоят к камнеломковым и толстянковым.

Подостемовые живут в быстро текущих, богатых углекислым газом водах, с более или менее периодически изменяющимся уровнем, зависящим от атмосферных осадков. Встречаются подостемовые часто в обильном количестве, благодаря чему их нередко называют речными сорняками; некоторые виды образуют подводные ковры. Бо́льшую часть своей жизни подостемовые находятся в вегетативном состоянии и полностью погружены в воду. Образование репродуктивных побегов (они бывают длиной от нескольких миллиметров до 60 см) приурочено к наступлению сухого периода — периода низкого стояния воды. Когда уровень воды в реках понижается, цветки выставляются из воды и раскрываются. Опыляются они ветром, или у них происходит самоопыление; иногда цветки клейстогамные. Существует мнение, что некоторые виды опыляются насекомыми. Семена высыпаются на выступающие из воды скалы и камни и на дно водоемов. После обсеменения растения многих видов погибают и быстро разрушаются. Таким образом подостемовые можно сравнить с однолетниками или монокарпическими растениями. До наступления периода дождей часто в водоемах невозможно обнаружить следы пребывания подостемовых. При увлажнении семена очень быстро, за одну минуту ослизняются, приклеиваются к субстрату и прорастают. Считают, что ослизнение является и приспособлением к распространению семян, которые благодаря слизи приклеиваются к лапкам птиц. Семена подостемовых распространяются также водой.

## ПОРЯДОК НЕПЕНТОВЫЕ (NEPENTHALES)

### СЕМЕЙСТВО НЕПЕНТОВЫЕ (NEPENTHACEAE)

Все представители данного семейства относятся к единственному роду *непентес* (Nepenthes, табл. 29, 30), включающему в себя более 70 видов, большинство из которых обитает в тропической Азии, особенно на острове Калимантан. На западе они доходят до Сейшельских островов и Мадагаскара, а на востоке до Новой Гвинеи, Северной Австралии и Новой Каледонии.

Это большей частью кустарниковые или полукустарниковые лианы, произрастающие во влажных местообитаниях. Их длинные тонкие травянистые или слегка одревесневшие

стебли взбираются по стволам и крупным ветвям соседних деревьев на десятки метров в высоту, вынося свои узкие конечные кистевидные или метельчатые соцветия к солнечному свету. Невзрачные мелкие цветки непентесов двудомные, актиноморфные и безлепестные, с четырьмя (редко тремя) черепитчатыми чашелистиками. У мужских цветков от 8 до 24 тычинок (редко 4—6); их тычиночные нити срослись в колонку; пыльники экстрорзные, т. е. вскрывающиеся щелью, обращенной к околоцветнику.

Гинецей женских цветков с многочисленными семязачатками состоит из 4 плодолистиков, с верхней 4-гнездной завязью; у немногих видов гинецей из 3 плодолистиков с 3-гнездной завязью; столбик очень короткий или его нет совсем. Плод — кожистая коробочка, разделенная внутренними перегородками на отдельные камеры, в каждой из которых прикреплены к колонке семена с мясистым эндоспермом и прямым цилиндрическим мелким зародышем.

Листья непентесов очередные, крупные, с хорошо выраженной выпуклой средней жилкой и более или менее оттянутой верхушкой. Наряду с обычными листьями развиты своеобразные кувшинчатые листья, являя собой разительный пример видоизменений органа для выполнения им узкой функциональной задачи. У таких листьев нижняя часть черешка, ближняя к стеблю, плоская, широкая и зеленая; она выполняет функцию фотосинтеза. Далее черешок преображается в тоненький длинный усик, обвивающий ветку дерева-хозяина. На его конце, образованном пластинкой листа, висит кувшин для ловли насекомых, несколько напоминающий необычный яркий цветок. Чтобы в ловчий аппарат не попадала дождевая вода, над его входным отверстием приподнят «зонтик», представляющий собой верхнюю лопасть листовой пластинки. У разных видов непентеса кувшины различного размера, формы и расцветки; длина их колеблется от 2,5 до 30 см, а у некоторых особей достигает 50 см (в таком крупном кувшине может поместиться даже птица). Чаще кувшины окрашены в яркие цвета: красные, матово-белые, расцвеченные пятнистым рисунком или светло-зеленые с пурпуровыми пятнышками. На внешней, более выпуклой стенке кувшина имеется зазубренная оторочка. Верхний его край, загнутый внутрь, покрыт розовыми или лиловыми бороздками, между которыми течет сладкий душистый нектар, выделяемый железистыми нектарниками.

Яркие кувшины, висящие между ветвями деревьев, привлекают к себе не только многих летающих насекомых, но даже птиц и некоторых мелких зверьков, взбирающихся на деревья; все они не прочь были бы воспользоваться содержимым ловушек, но это им не всегда удается. «Зонтик» многих видов по краям снабжен острыми и длинными волосками, направленными во все стороны и преграждающими путь внутрь ловушки. Насекомые же любого размера легко переползают с края кувшина на его внутреннюю стенку.

Принцип устройства ловчего аппарата непентесов почти идентичен ловушкам саррацениевых. В верхней части внутренней стенки кувшина располагаются желёзки, секретирующие воск. По данным Б. Юнипера (1964), восковой налет — двуслойный; нижний слой состоит из тонкой сеточки выступов толщиной 1—2 мкм, а верхний — из налегающих друг на друга мельчайших чешуек, которые прилипают к лапкам насекомого и, отрываясь от нижнего слоя, заставляют насекомое, как на коньках, скользить вниз навстречу пищеварительным желёзкам на дне ловушки, погруженным в выделенную ими жидкость. Каждая такая желёзка диаметром до 60 мкм прикрыта нависающей в виде свода внутренней эпидермой кувшина; предполагается, что свод защищает желёзку от механического повреждения ее насекомыми. И. Хеслоп-Харрисон (1978) показала, что пищеварительные желёзки непентовых выделяют протеолитический фермент непентесин, активный только в кислой среде. Поэтому здесь же вырабатывается и муравьиная кислота, которая не только приводит фермент в активное состояние, но также играет роль антисептика. Полагают, что энергия переваривания белковых веществ у непентесов более высокая, чем у всех других насекомоядных растений: полная ассимиляция насекомого происходит за 5—8 ч. Крупный кувшин напоминает желудок какого-нибудь солидного животного: количество жидкости, собирающейся в нем, доходит до 1—2 л, а насекомых, находящихся там, может быть несколько сотен. В процессе разложения насекомых и размножения в жидкости бактерий появляется специфический запах гнили, привлекающий к растению новых насекомых.

По сведениям Н. Г. Холодного (1948), кувшины непентесов обычно достигают нормальных размеров только на тех листьях, которым удалось обвиться вокруг опоры. Мелкие кувшинчики верхушечных листьев растений сравнительно с другими имеют более простую форму и менее развиты.

Среди непентесов есть настоящие эпифиты, прижавшиеся к стволам и крупным ветвям деревьев. Их корни висят в воздухе, добывая таким образом влагу, а мелкие кувшинчики исправно поставляют белковую пищу.

По берегам пресных водоемов, на сырой почве встречаются прямостоящие непентесы, обла-

дающие подземными корневищами и стелющимися по земле боковыми побегами; кувшины таких растений, скрытые в траве, превращаются в настоящие ловчие ямы для ползающих насекомых. Выделяя большое количество сладкого ароматного нектара, ловчие кувшины по «медовой дорожке» ведут насекомых к гибели.

## ПОРЯДОК МИРТОВЫЕ (MYRTALES)

### СЕМЕЙСТВО ДЕРБЕННИКОВЫЕ (LYTHRACEAE)

Дербенниковые — травы, кустарники и деревья, широко распространенные во всех климатических поясах Земли, кроме холодного, но особенно часто встречающиеся в тропических и субтропических областях. Около 70% всех видов дербенниковых растут в Америке, особенно в Южной и Центральной, где представлены эндемичные для западного полушария *куфея* (Cuphea), *диплузодон* (Diplusodon), *лафенсия* (Lafoensia), *гинория* (Ginoria). К тропикам Старого Света приурочены виды *лагерстремии* (Lagerstroemia), встречающиеся от Азии до Северной Австралии. Всего в семействе насчитывается 25 родов и до 550 видов. Самым крупным по числу видов (200—250) является американский род куфея.

Большинство дербенниковых связано с влажными местообитаниями, особенно это относится к травянистым видам, среди которых много болотных и водных растений. По окраинам болот, берегам рек и озер, на сырых лугах растут виды *дербенника* (Lythrum), на болотистых местах и в мелкой воде встречаются травы из родов *аммания* (Ammania), *ротала* (Rotala), *бутерлак* (Peplis). Листья растущих в воде видов часто диморфные, а погруженные стебли утолщены вследствие развития концентрических слоев аэренхимы. Другие виды травянистых дербенниковых являются ксерофитами. Среди них характерные для засушливых областей Южной Америки виды *плеврофоры* (Pleurophora) с колючими листьями, многие узколистные виды куфеи бразильского кампоса и др.

Древесные виды дербенниковых произрастают в тропических лесах, особенно часто по берегам рек, как, например, достигающие в высоту свыше 20 м вечнозеленые деревья из рода лагерстремия, или встречаются на открытых сухих пространствах. На сухой сезон некоторые из них сбрасывают листья и часто начинают цветение в безлистном состоянии.

Листья дербенниковых цельные и цельнокрайные, обычно супротивные, редко очередные (у некоторых видов роталы, бутерлака, дербенника, несеи — Nesaea) или мутовчатые (у видов роталы, куфеи), с очень маленькими шиловидными или волосовидными опадающими прилистниками. Соцветия — кисти, метелки или дихазиальные щитки, клубочки, головки, расположенные в пазухах листьев или терминально. Уникальное «междупазушное» положение имеют цветки куфеи, у которой ножка цветка прирастает к выше расположенному междоузлию и цветок кажется прикрепленным к стеблю ниже узла или на узле между листьями. Цветки от темно-фиолетовой до красной и белой окраски, редко желтые, актиноморфные или зигоморфные (у куфеи, плеврофоры), часто с 2 супротивными прицветничками. У некоторых родов цветки ди- или триморфные в отношении длины тычинок и столбиков. Цветочная трубка от колокольчатой до трубчатой формы, у куфеи при основании со шпорцем или горбом, у видов с невзрачными лепестками бывает окрашена в красный или желтый цвет. Чашелистики травянистые, кожистые или лепестковидные (у роталы, плеврофоры), их 4—6, у многих видов имеется наружная чашечка. Лепестки в числе 0—6, иногда как и чашелистики, между собой неравные, опадающие, прикрепляются на внутренней поверхности трубки. Тычинки в двух кругах, их в 2 раза больше, чем лепестков или один из кругов полностью или частично редуцирован, иногда в результате расщепления число их достигает 100 (у лагерстремии). Они равные или поочередно неравные, прикреплены ниже лепестков, иногда полностью заключены в цветочную трубку, в почкосложении прямые или согнутые в зависимости от их длины, у американского рода лафенсия тычинки достигают в длину 10 см, в почкосложении спирально скручены. Гинецей синкарпный, 2—6-гнездный (редко 1-гнездный) с полностью развитыми или неполными перегородками. Завязь у основания окружена диском, иногда имеющим форму чешуек (у роталы) и отделяющим нектар. У зигоморфных цветков диск развит только с верхней (адаксиальной) стороны. Плод — сухая коробочка, заключенная в сохраняющуюся цветочную трубку. Семена в числе от 3 до многих, большей частью мелкие, но иногда достигают в длину 4—5 мм, часто с небольшим крылом.

Способы опыления у дербенниковых очень разнообразны. У аммании и у безлепестных видов роталы и несеи встречаются клейстогамные цветки. У *аммании широколистной* (Ammania latifolia) пыльцевые зерна прорастают уже в

бутоне. Постоянная автогамия характерна и для видов бутерлака — лепестки и нектарники у его цветков отсутствуют, рыльца короткие и над ними нависают интрорзно растрескивающиеся пыльники.

Дербенниковые с зигоморфными цветками приспособлены к опылению птицами и длиннохоботковыми насекомыми. У видов куфеи, морфологически наиболее специализированных в семействе, цветочная трубка длинная и к нектару, отделяемому стенками шпорца у основания трубки ведет длинный и узкий проход. Этот проход создается благодаря тому, что дорсальные тычинки над вместилищем нектара не развиваются, две ближайшие к ним боковые тычинки укорочены и отклонены внутрь, ограничивая путь к нектару с боков, а ниже их располагаются 2 ряда волосков и дорсальный диск в основании завязи. Липкие желёзки на цветочной трубке отпугивают ползающих насекомых-вредителей.

Особым приспособлением к перекрестному опылению является гетероморфность цветков, наблюдающаяся у многих видов дербенниковых. Диморфные цветки известны у видов дербенника, роталы, *пемфиса* (Pemphis), несеи, а некоторые виды дербенника, несеи и *декодона* (Decodon) имеют триморфные цветки. Как и у всех видов с диморфными цветками, пыльники более длинных тычинок вырабатывают более крупную пыльцу, которая лучше всего прорастает и дает наиболее хорошие результаты на снабженных более крупными сосочками рыльцах длинных столбиков другой формы и, наоборот, мелкая пыльца коротких тычинок длинностолбчатых форм дает лучшие результаты на рыльцах короткостолбчатых форм. Диморфизм широко распространен у растений, триморфные же формы в пределах одного вида представляют довольно редкое явление в природе, так как для его возникновения необходимо наличие не менее чем двух кругов тычинок. Кроме дербенниковых, он отмечен только в семействах кисличных (Oxalidaceae) и понтедериевых (Pontederiaceae).

Явление гетероморфизма было подробно изучено Ч. Д а р в и н о м. С тонкой наблюдательностью в специальной работе он описал половые взаимоотношения триморфных форм *дербенника иволистного* (Lythrum salicaria, табл. 30). Три формы этого дербенника равно представлены в каждой популяции. Длинностолбчатая форма имеет средней длины тычинки эписепального круга и короткие эпипетального круга. Среднестолбчатая форма имеет длинные, превышающие столбик тычинки эписепального круга и короткие эпипетальные. Короткостолбчатая форма характеризуется длинными эписепальными тычинками и средней длины эпипетальными. Таким образом в цветке каждой формы два круга тычинок и столбик различаются между собой по длине, а в пределах разных форм размер длинных, средних и коротких тычинок совпадает с размером длинных, средних и коротких столбиков (рис. 104). Тычинки и столбики слегка наклонены в ту сторону, где расположен путь к нектару. Насекомые (главным образом пчелиные и двукрылые) садятся на выступающие тычинки или столбик и просовывают хоботки вдоль верхнего края цветочной трубки, чтобы добыть нектар. При этом пыльники длинных тычинок пачкают пыльцой брюшко и внутреннюю сторону задних ножек насекомого, средние тычинки оставляют пыльцу на нижней стороне груди и между передними ножка-

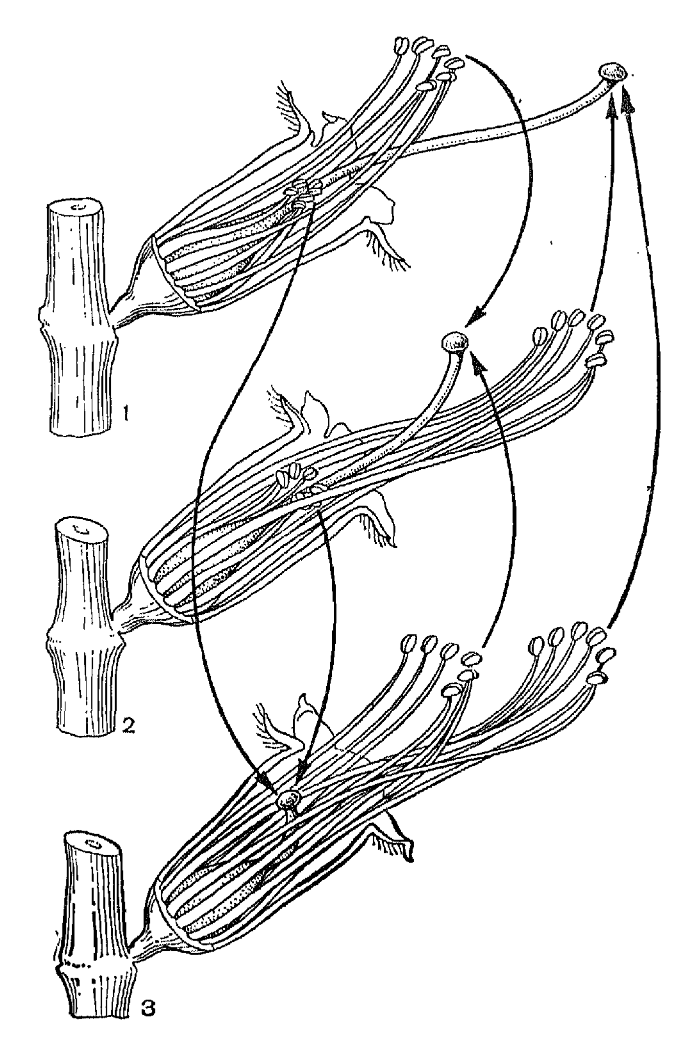


Рис. 104. Три формы цветков дербенника иволистного (Lythrum salicaria):

*1* — длинностолбчатая форма; *2* — среднестолбчатая форма; *3* — короткостолбчатая форма. Лепестки и половина чашечки у всех форм удалены. *Линии со стрелками показывают, какой* пыльцой должны быть опылены рыльца, чтобы вызвать полное оплодотворение (по Ч. Дарвину, 1865).

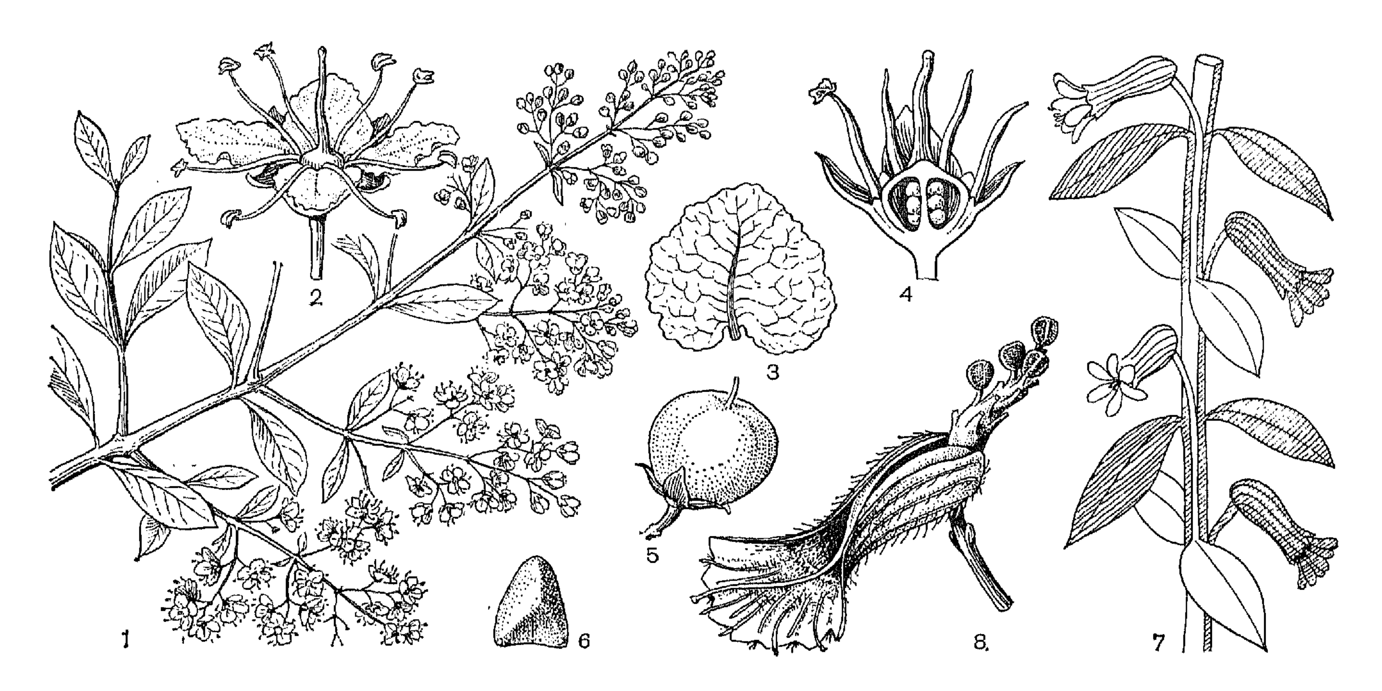



Рис. 105. Дербенниковые.

Лосония невооруженная, хна (Lawsonia inermis): *1* — ветвь с цветками; *2* — цветок; *3* — лепесток; *4* — продольный разрез завязи; *5* — плод; *6* — семя. Куфея неприятная (Cuphea ingrata): *7* — часть стебля с внепазушными цветками; *8* — коробочка после растрескивания с отогнутой плацентой.

ми, а короткие тычинки трутся о хоботок и нижнюю губу. При посещении других цветков рыльца соответствующей длины касаются тех же частей тела насекомого, и перенос пыльцы осуществляется главным образом в пределах равнодлинных элементов, что способствует достижению наибольшей плодовитости при скрещивании. Такие скрещивания между женскими элементами определенной длины с двумя группами тычинок той же длины Дарвин обозначал как легитимные (законные), а 4 других возможных, но более или менее стерильных скрещивания женских элементов с четырьмя группами тычинок иной длины — как иллегитимные (незаконные).

Триморфизм по сравнению с диморфизмом дает больший процент плодовитых скрещиваний и, по наблюдению Дарвина, имеет, возможно, большое значение в жизни видов, ограниченных в своем распространении строгой экологической приуроченностью к определенным местообитаниям.

Коробочки дербенниковых с пленчатыми или кожистыми стенками, не вскрывающиеся или чаще вскрывающиеся по гнездам, по перегородкам, зубчиками на верхушке или неправильно разламывающиеся. Оригинальный способ вскрывания характерен для куфеи: локулицидная коробочка расщепляется по длине адаксиальной стенки, одновременно расщепляется с верхней стороны цветочная трубка, плацента резко отгибается назад, выступая из плода и выставляя на воздух еще незрелые семена, которые, дозревая, постепенно осыпаются (рис. 105). Крыло у семян дербенниковых служит как для распространения их ветром, так и как приспособление к плавучести, так как оно состоит из легкой губчатой ткани. Благодаря плавучести семян широко распространился по побережьям и коралловым рифам тропиков Старого Света кустарник (или небольшое деревце) *пемфис кисловатый* (Pemphis acidula). Семена его плавают как самостоятельно, так и используют доступный «транспорт» — их часто находят в кусках пемзы, вымываемой с вулканических островов, а морские птицы разносят семена пемфиса вместе с его ветками, которые они используют для строительства гнезд. Хорошей плавучестью отличаются легкие крылатые семена обильных по берегам рек видов лагерстремий: вода — дополнительный фактор в их распространении. Можно наблюдать, как постепенно завоевывает прибрежное пространство, продвигаясь по течению реки, дербенник иволистный. Вода разносит, однако, не его семена, которые быстро тонут, а проростки. Семена дербенника прорастают под водой, проростки всплывают на поверхность, плывя по течению, пока их не прибьет где-нибудь к берегу.

Семена некоторых водных видов дербенниковых (куфеи, бутерлака, роталы, несеи) обнаруживают замечательную особенность: при

попадании в воду их первоначально гладкая поверхность довольно быстро становится грубоволосистой. Волосовидные образования, имеющиеся в наружном слое эпидермы, у сухих семян обращенные внутрь клеток и свернутые, при увлажнении разворачиваются, пробивая эпидерму и выходя наружу, при этом они выделяют слизь, которая способствует прикреплению семян к проплывающим предметам.

Некоторые дербенниковые, как виды *аммании* и роталы, расширяют свой ареал в качестве сорняков рисовых посевов.

Для ряда видов характерно вегетативное размножение частями побегов (бутерлак) или путем укоренения дугообразных ветвей (у североамериканского монотипного рода декодон).

Некоторые дербенниковые известны как красильные растения, из них наибольшее значение имеет *лосония невооруженная*, или *хна*, *хенна* (Lawsonia inermis, см. рис. 105), растущая в тропиках Старого Света от Северной Австралии, Малайского архипелага и Индии до Аравии, Северной и Восточной Африки и Мадагаскара и культивируемая в Азии, Африке и тропической Америке. Из сухих листьев этого растения получают оранжево-красную краску, которая издавна используется главным образом на Востоке для окраски волос и ногтей. Считают, что культура этого растения возникла в Иране и близлежащих странах. Кристаллы красящих веществ из листьев лосонии применяют для окраски шерсти, шелка и пищевых продуктов; эфирное масло из ее пахнущих чайной розой цветков используют в парфюмерии. В СССР лосонию выращивают как двулетнюю культуру в Средней Азии и на Кавказе.

Древесные виды лагерстремии, лафенсии, *физокалиммы* (Physocallymma) дают полезную древесину. Отдельные виды локально используют как лекарственные растения и выращивают как декоративные. Особенно популярна в культуре в теплых странах *лагерстремия индийская* (Lagerstroemia indica), во время цветения покрывающаяся красивыми крупными метелками пурпурных, розовых или белых цветков. В СССР ее выращивают в садах и парках Черноморского побережья.

Листья *бутерлака портулакового* (Peplis portula) и *пемфиса кисловатого* (Pemphis acidula) употребляют на салат.

## СЕМЕЙСТВО СОННЕРАТИЕВЫЕ (SONNERATIACEAE)

Семейство соннератиевых включает всего 7 видов, относящихся к двум родам — *соннерация* (Sonneratia, рис. 106) и *дуабанга* (Duabanga), распространенных в тропиках восточного полушария.

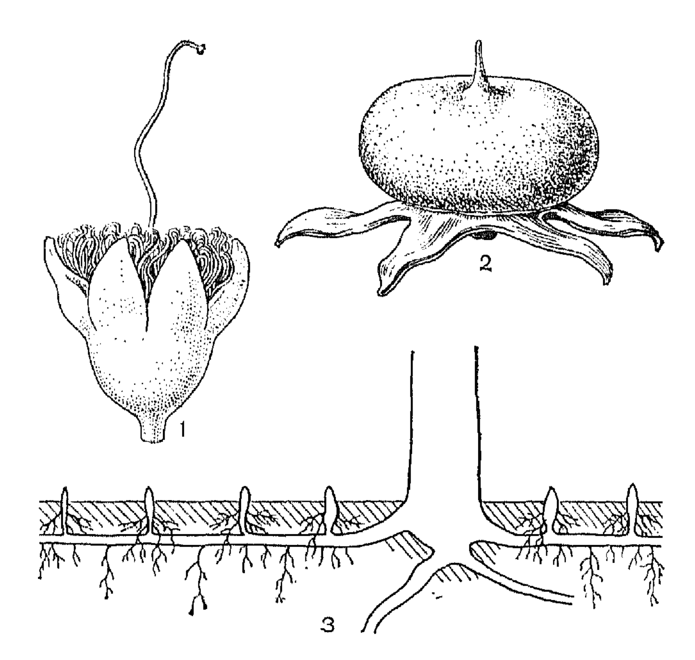


Рис. 106. Соннерация Гриффита (Sonneratia griffithii): *1* — цветок; *2* — плод с чашелистиками; *3* — схема корневой системы соннерации (по В. Троллю).

Виды соннерации произрастают в мангрове на морских побережьях, два вида дуабанги — во влажных тропических лесах. Соннератиевые — вечнозеленые деревья высотой 15—20 м, иногда больше. В знаменитом ботаническом саду Перадения на острове Шри-Ланка известны роскошные столетние экземпляры *дуабанги молуккской* (D. moluccana) высотой 35—40 м, ветвящиеся на высоте 2,5—3 м, с диаметром кроны около 30 м. Молодые веточки соннератиевых гибкие, повисающие. Листья супротивные, простые, цельные, с рудиментарными опадающими прилистниками. Во время сильных дождей соннерации поворачивают пластинки листа вертикально.

Соннерации, растущие на затопляемом приливами грунте, образуют на длинных горизонтальных, кабельных корнях многочисленные вертикальные, торчащие над поверхностью земли выросты, особенно мощные у *соннерации сырной* (S. caseolaris). Эти выросты способны к вторичному утолщению, покрыты рыхлой корой с обильными межклетниками и несут много мелких питающих корней, образующихся в верхней части заново по мере накопления ила и песка. Главное их значение в жизни дерева — вынос питающих корней в верхние плодородные слои почвы.

Цветки соннератиевых довольно крупные, актиноморфные, обоеполые, расположенные по 1—3 или в небольших щитках ветвей. Чашечка

колокольчатая из 4—8 долей, сросшихся в короткую трубку, иногда ярко окрашенных в красный цвет с внутренней стороны, кожистая, неопадающая. Лепестки в том же числе, у некоторых видов соннератии отсутствуют или очень узкие, линейные, малозаметные; у дуабанги лепестки довольно крупные, гофрированные, белые или желтоватые, быстро опадающие. Тычинки большей частью многочисленные, расположенные в несколько рядов, у дуабанги молуккской их всего 12 в одном круге. Тычиночные нити белые, в нижней части расширенные, обычно длинные и свернутые в бутоне. Пыльники почковидно изогнутые, двугнездные, открываются продольно. Гинецей из 4—20 плодолистиков, завязь, сросшаяся с широким цветоложем, многогнездная, с многочисленными семязачатками на центральной плаценте. Столбик длинный, скрученный в бутоне, рыльце головчатое, крупное, у *соннератии безлепестковой* (S. apetala) диаметром до 7 мм, липкое, часто облепленное кварцевыми песчинками, принесенными ветром.

Цветение у соннератиевых ночное, кратковременное, на рассвете лепестки и тычинки опадают. Цветки издают неприятный запах, выделяют обильный нектар и посещаются вечером и на рассвете птицами-нектарницами и ночью многочисленными летучими мышами (Ван дер Пэйл, 1956).

Плоды у дуабанги — коробочки, раскрывающиеся по створкам, у соннератии же плоды — ягоды, сжато-шаровидные, с неопадающим столбиком и чашелистиками. Семязачатки у соннератиевых коленчато изогнуты и семена имеют характерно изогнутую форму, заполнены зародышем и лишены эндосперма. Семена дуабанги на обоих концах имеют узкие выросты семенной оболочки, способствующие распространению их ветром на большие расстояния. Проростки дуабанги очень светолюбивы, деревья встречаются в лесах рассеянно. В отличие от дуабанги виды соннератии образуют чистые стояния, но преимущественно открытые, несомкнутые или растут вместе с ризофоровыми. Плоды соннератии быстро сгнивают на земле, семена с легкой оболочкой разносятся водой в прилив и прорастают без периода покоя, оседая на пляжах и коралловых террасах.

Виды соннератии распространены от берегов Восточной Африки и Мадагаскара по побережьям тропической Азии до островов Хайнань и Рюкю (Нансей), Микронезии, на Больших и Малых Зондских островах, в Северной Австралии, на Новой Гвинее, Соломоновых островах и Новой Каледонии. Из пяти видов соннератии наиболее широкое распространение имеет *соннератия белая* (S. alba) и соннератия сырная.

В роде дуабанга вид *дуабанга крупноцветковая* (D. grandiflora) распространен в Юго-Восточной Азии, от южных склонов Восточных Гималаев до полуострова Индокитай и Малакка, а дуабанга молуккская встречается только на островах Малайского архипелага, на Филиппинских, Молуккских островах и Новой Гвинее.

Древесина соннератиевых находит применение в строительстве домов и лодок, однако большого экономического значения не имеет.

## СЕМЕЙСТВО ГРАНАТОВЫЕ (PUNICACEAE)

С дербенниковыми очень тесно связано семейство гранатовых, представленное всего 1 родом с двумя видами, из которых один — *гранат сокотранский* (Punica protopunica) — эндемичен для острова Сокотра, а второй — *гранат обыкновенный* (P. granatum, рис. 107) — произрастает дико на Балканском полуострове и в Западной Азии, доходя на востоке до границ Северо-Западной Индии.

Гранатовые — невысокие вечнозеленые деревья или листопадные кустарники с побегами, часто заканчивающимися колючками. Листья цельные, обычно супротивные, скученные на коротких стеблях, с рудиментарными прилистниками. Цветки обоеполые, актиноморфные, располагаются по одиночке или собраны в пучки на концах пазушных побегов. Окрашенная, толстая, 4—7-лопастная чашечка остается при плодах. Лепестков 4—7, ярко-пунцовых, реже белых или желтоватых, скомканных в бутоне наподобие лепестков мака. Тычинки многочисленные, расположенные в 3—4 круга, как и лепестки, прикрепленные к краю цветочной трубки. Гинецей из нескольких (до 7) плодолистиков, заканчивается тонким столбиком с головчатым рыльцем; завязь нижняя, многогнездная, с одним (гранат сокотранский) или двумя кругами гнезд. У граната обыкновенного благодаря разрастанию цветоложа происходит смещение наружного круга плодолистиков вверх, в результате чего образуются 2 яруса гнезд. Очень редко можно наблюдать 3—4 яруса. Такое своеобразное строение завязи—явление крайне редкое среди покрытосеменных и встречается только у граната обыкновенного. Плод — гранатина размером с крупное яблоко (табл. 30) — с кожистым пурпурно-красным или зеленоватым околоплодником—наполнен многочисленными семенами со стекловидной розово-красной пульпой (сочным наружным слоем семенной кожуры). Семена без эндосперма, с большими свернутыми одна на другую семядолями.

Дикорастущий гранат обыкновенный растет на сухих щебнистых и каменистых склонах, поднимаясь до высоты 1000 м над уровнем моря.

Нередко его можно встретить в подлеске алеппской сосны и литоральных дубов. Он образует чистые заросли или растет вместе с мушмулой, ежевикой и держи-деревом. Гранат сокотранский — невысокое (2—4,5 м) вечнозеленое дерево, довольно редко встречающееся в природе, растет на известняковых и каменистых плато на высоте 250—610 м над уровнем моря, нередко среди зарослей *кротона* (Croton). От граната обыкновенного он отличается более мелкими цветками, приподнятыми на цветоножках, строением завязи, плода и рядом других анатомических и морфологических признаков. Однако эти различия все же недостаточны для выделения граната сокотранского в самостоятельный род.

Гранатовые — перекрестноопыляемые растения. Днем, когда цветки их распускаются наиболее интенсивно, над растениями кружатся рои пчел. Более редкие гости — жуки, бабочки и муравьи. Наряду с перекрестным опылением может происходить и самоопыление, чему способствует особое положение молодого рыльца, загнутого таким образом, что оно соприкасается с нижним рядом созревших пыльников. Цветок остается раскрытым 3—4 дня, на второй день начинают созревать и лопаться пыльники. Несмотря на недолговечность отдельных цветков, цветение продолжается долго: растение стоит покрытое цветками от 1 до 3 месяцев. После опыления цветки с короткими столбиками, функционирующие как мужские, опадают так же, как и цветки промежуточного типа, а из длинностолбчатых цветков развиваются плоды. Как было подсчитано, процент таких цветков невелик и колеблется от 5 до 20% от общего числа цветков на растении и зависит от сорта и возраста растений.

Гранат обыкновенный обладает многими полезными свойствами. Это одна из древнейших культур Средиземноморья, о чем говорят его находки в египетских захоронениях и изображения на древневизантийских тканях. Плоды его нередко служили образцом для орнаментов у древних греков, арабов, египтян и даже ассирийцев. В настоящее время его культивируют во многих странах мира. В нашей стране гранат разводят в Закавказье, в Крыму и Средней Азии. Сочные семена граната очень вкусные. Сок, получаемый из его семян, содержащий до 14% витамина С, является прекрасным освежающим напитком, из него готовят мягкие сухие вина и шербеты, напиток гренадин и пунши. Кора ветвей и околоплодника богата дубильными веществами; ее используют при дублении и окраске в черный цвет особо тонких сортов кожи типа сафьяна. Настой из цветков, коры ветвей и особенно корней обладает лекарственными свойствами. Листья

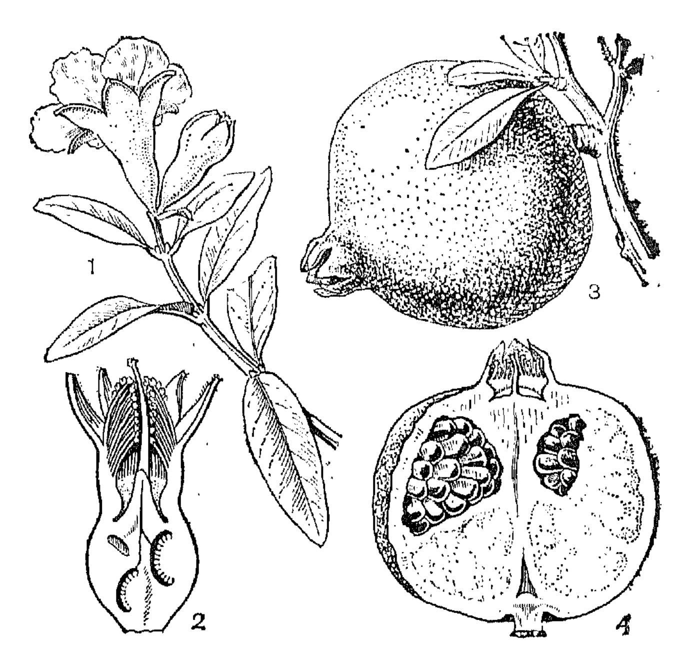


Рис. 107. Гранат обыкновенный (Punica granatum):
*1* — ветвь с цветком и бутоном; *2* — разрез длинностолбчатого цветка; *3* — плод; *4* — разрез плода.

служат заменой чая. Горьковато-деревянистые на вкус европейца плоды граната сокотранского считаются довольно приятными у местных жителей.

Гранат обыкновенный — прекрасное декоративное растение; особенно хорошо оно во время цветения, сплошь покрытое массой довольно крупных пунцово-красных цветков. Его используют для живых изгородей и одиночных посадок.

## СЕМЕЙСТВО МЕЛАСТОМОВЫЕ (MELASTOMATACEAE)

В семействе меластомовых до 240 родов и не менее 4500 видов (а по мнению некоторых авторов, даже более 5000), свойственных тропическим и частично субтропическим областям обоих полушарий. Лишь немногие его представители, как род *рексия* (Rhexia), заходят в умеренную зону. Более половины всех родов и две трети видов меластомовых сосредоточены в тропиках Нового Света. Особенно богата ими Южная Америка. Поразительное разнообразие меластомовых, встречающихся в самых различных местообитаниях — от морских побережий до 4000 м над уровнем моря в Андах,— составляет одну из особенностей растительного мира американских тропиков. Меластомовые широко распространены также в тропической Азии, на островах Океании, в Африке и на Мадагас-

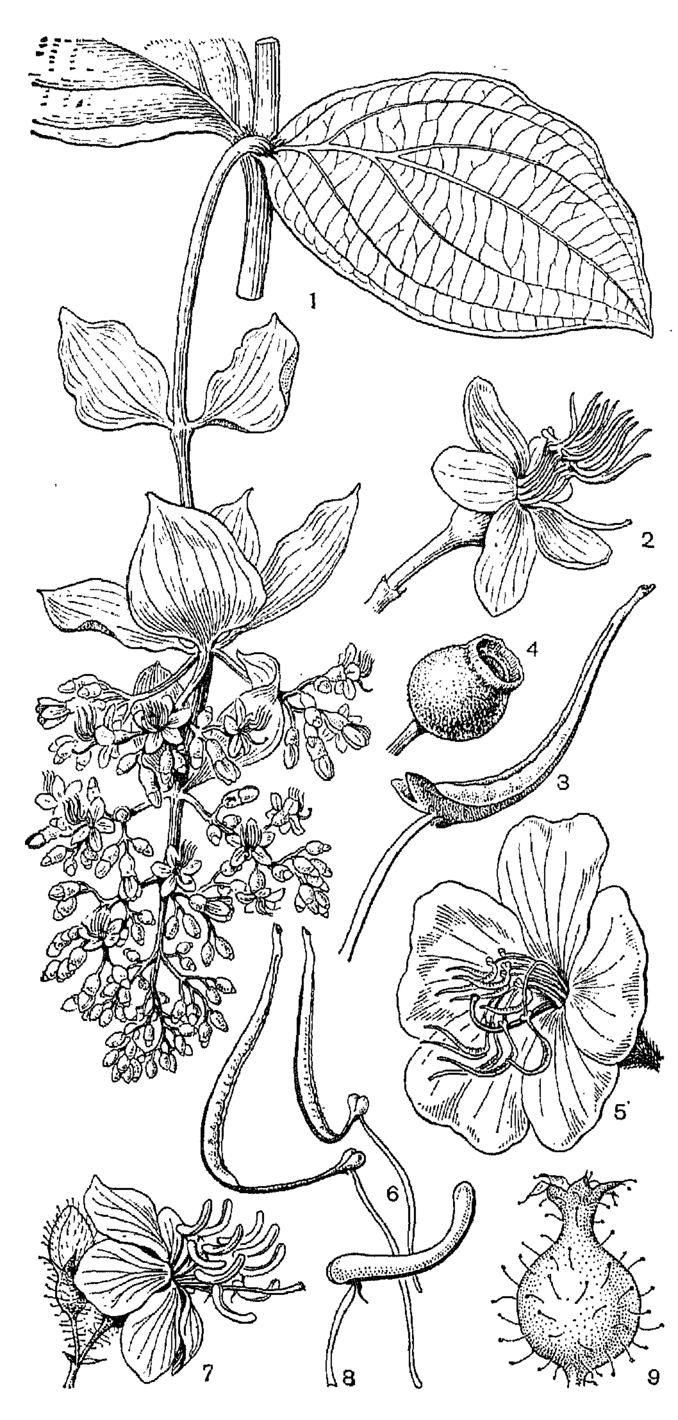



Рис. 108. Меластомовые.

Мединилла великолепная (Medinilla magnifica): *1* — ветвь с цветками; *2* — цветок; *3* — тычинка (виден придаток связника); *4* — плод. Тибухина пятитычинковая (Tibouchina semidecandra): *5* — цветок; *6* — диморфные тычинки. Рексия вирджинская (Rhexia virginica): *7* — цветок; *8* — тычинка; *9* — плод.

каре. В Австралии известно всего 5 родов (с 9 видами).

Меластомовые — многолетние или однолетние травы, кустарнички, кустарники, реже деревья, иногда листопадные, лианы и эпифиты. Среди них есть болотные и водные растения, галофиты и ксерофиты. Стебли меластомовых часто 4-угольные в поперечном сечении; листья супротивные, обычно крест-накрест расположенные, редко мутовчатые. Они часто крупные, кожистые или мясистые, разнообразные по форме, цельные, пильчатые или зубчатые по краю, нередко покрыты, как и другие части растения, чешуями, разнообразными волосками, щетинками или сосочками, лишены прилистников. Часто листья очень красиво окрашены, нередко пестрые, с пятнами или точками. Они снабжены 3—9(11) рельефно выступающими продольными жилками, дуговидно восходящими от основания листа к верхушке; они соединяются друг с другом и с главной жилкой многочисленными поперечными, часто почти параллельными жилочками, редко листья перистонервные.

Цветки меластомовых отличаются яркими пурпурными, фиолетовыми, розовыми, реже ярко-красными, белыми или желтыми лепестками, розовыми, голубыми, белыми тычиночными нитями и крупными желтыми, розовыми, пурпурными или фиолетовыми пыльниками (табл. 31). Обычно цветки крупные (у некоторых бразильских видов рода *тибухина* (Tibouchina, рис. 108), диаметром до 20 см, реже мелкие или даже совсем крошечные. Они собраны в разнообразные верхушечные или пазушные верхоцветные соцветия или одиночные, нередко с окрашенными прицветниками. Цветки обоеполые, редко однополые, обычно 4—5(6)-членные, актиноморфные или слегка зигоморфные из-за расположения тычинок. Цветочная трубка свободная или частично или полностью приросшая к завязи, иногда соединенная с ней лишь продольными перегородками, часто ярко окрашенная. Лопасти чашечки опадающие или остающиеся, створчатые, иногда они редуцированы до простого ободка или срастаются в колпачок (калиптру), отваливающийся при раскрывании цветка. Лепестки обычно свободные, в бутоне скрученные вправо. Хотя число тычинок сильно варьирует у различных представителей семейства, обычно их вдвое больше, чем лепестков, и расположены они в два круга (рис. 109). Тычинки наружного и внутреннего кругов равные или чаще различаются величиной, окраской пыльников и придатками связника. В бутоне тычинки согнуты вниз, и пыльник, обращенный своей верхушкой к основанию цветка, заполняет все пространство между завязью и цветочной трубкой. При рас-

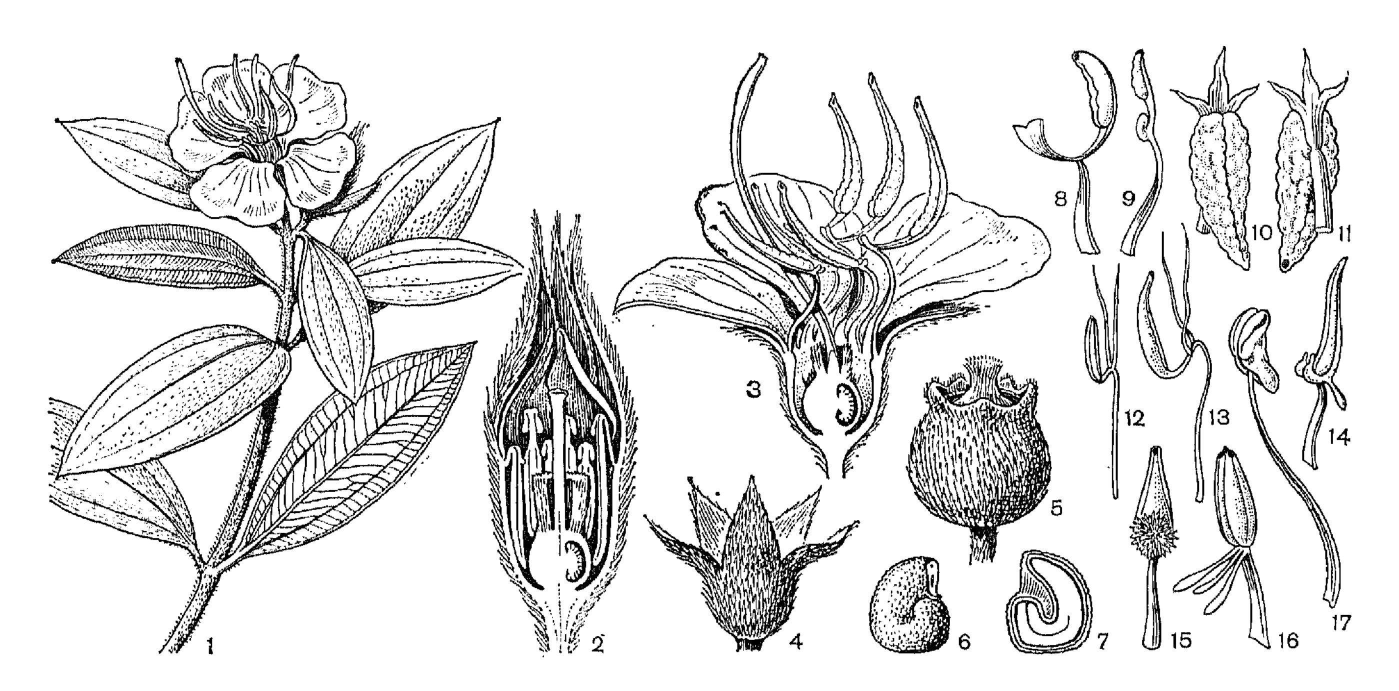



Рис. 109. Меластомовые.

Меластома малабарская (Melastoma malabathricum): *1* — ветвь с цветком; *2* — продольный разрез бутона (тычинки согнуты вниз, пыльник заполняет пространство между завязью и цветочной трубкой); *3* — продольный разрез цветка (видны диморфные тычинки); *4* — чашечка; *5* — плод; *6* — семя; *7* — продольный разрез семени. Центрадения неравнобокая (Centradenia inaequilateralis): *8*, *9* — диморфные тычинки. Омфалопус обманчивый (Omphalopus fallax): *10* — тычинка (вид спереди); *11* — тычинка (вид сзади). Аппендикулярия тимьянолистная (Appendicularia thymifolia): *12*, *13* — диморфные тычинки. Мединилла яванская (Medinilla javanensis): *14* — тычинка. Погонантера отвернутая (Pogonanthera reflexa): *15* — тычинка. Триолена скорпионовидная (Triolena scorpioides): *16* — тычинка. Мурири пуса (Mouriri pusa): *17* — пыльники вскрываются продольной щелью.

крывании цветка тычиночная нить выпрямляется и выносит пыльник вверх. В раскрытом цветке тычинки располагаются симметрично или нередко они наклоняются к одной стороне цветка. Пыльники вскрываются обычно единственной верхушечной порой, редко 2 порами или 2 продольными щелями. Связник часто продлен ниже пыльцевых гнезд и обычно снабжен в месте соединения с тычиночной нитью разнообразными по величине и форме придатками. У более примитивных родов тычинки не имеют развитых придатков. У растений с диморфными тычинками пыльники крупных тычинок (обычно из наружного круга) по своей окраске почти неотличимы от лепестков, тогда как пыльники коротких тычинок (как правило, внутреннего круга) ярко окрашены в желтый цвет и вместе с желтыми придатками крупных тычинок, расположенными непосредственно под ними, привлекают насекомых. Желтые пыльники коротких тычинок служат в основном лишь для привлечения насекомых, собирающих пыльцу. Крупные же пыльники длинных тычинок, сливающиеся по цвету с лепестками и потому малозаметные для насекомых, предназначены только для опыления.

У большинства меластомовых завязь нижняя, реже верхняя, 2—15-гнездная, иногда 1-гнездная, как у некоторых видов рода *мурири* (Mouriri), обычно с многочисленными семязачатками в каждом гнезде на угловой плаценте, редко на париетальной или свободной центральной, или базальной. Столбик нитевидный, прямой или сильно наклоненный на одну сторону цветка, заканчивается простым рыльцем. Плод — многосемянная или односемянная ягода с сочным или кожистым околоплодником (табл. 31) или многосемянная коробочка, включенная в цветочную трубку. Семена обычно многочисленные, мелкие, прямые или согнутые, улитковидные, клиновидные, булавовидные, неправильно угловатые или шаровидные, иногда крылатые, без эндосперма, с очень маленьким зародышем с мясистыми семядолями, из которых одна может быть крупнее другой.

Меластомовые разделяют на три подсемейства: собственно меластомовые (Melastomatoideae), астрониевые (Astronioideae) и мемециловые (Memecyloideae). У видов двух первых подсемейств, различающихся типом плацентации, плоды многосемянные и очень мелкие, семена с маленьким зародышем, тогда как представители третьего подсемейства имеют 1—2-семянные плоды и семена с крупным зародышем. В большинстве родов подсемейства меластомо-

вых пыльники вскрываются верхушечными порами, а у представителей двух других подсемейств — продольными щелями.

Подавляющее большинство родов относится к подсемейству меластомовых. Важнейшие роды этого подсемейства — *микония* (Miconia), *мединилла* (Medinilla, см. рис. 108), тибухина, *леандра* (Leandra), *клидемия* (Clidemia) и др. Род микония — самый богатый видами род семейства. Он объединяет более 700 (до 900) видов деревьев и кустарников тропической Америки, встречающихся от уровня моря до альпийских парамо.

Подсемейство астрониевых ограничено Малезией и Полинезией. Род *астрония* (Astronia) насчитывает около 70 видов кустарников или среднего размера деревьев, произрастающих в подлеске низинного и горного влажного леса от уровня моря до 2500 м над уровнем моря. Несколько видов астронии являются обычной составной частью лесов на многих тихоокеанских островах. Центр видового разнообразия астронии — Филиппины. Шаровидная коробочка (диаметром до 1 см) этих растений содержит многочисленные линейные семена, которые могут переноситься ветром.

Пантропическое подсемейство мемецилоновые, которому иногда придают ранг семейства, связывает меластомовые с миртовыми. Ареал его охватывает тропическую Америку и тропики Старого Света. Род *мемецилон* (Memecylon) включает около 300 видов деревьев (иногда высотой до 25 м) и кустарников, встречающихся в подлеске низинных и горных лесов, по берегам рек, на побережье в тропических областях Африки, Азии и Океании. Род мурири объединяет около 50 видов кустарников и деревьев, которые особенно разнообразны в долине реки Амазонки. Бразильская *мурири стволоцветковая* (M. trunciflora) образует крупные, длиной до 10 см, ароматные, сочные, грушевидные плоды, приятные на вкус, сверху покрытые слоем клейкого вещества.

Без многочисленных растений из семейства меластомовых трудно представить тропический дождевой лес. Это разнообразные по облику кустарники и невысокие деревца, входящие в состав подлеска, лианы, прикрепляющиеся к стволам деревьев придаточными корнями, эпифиты, обильно покрывающие крупные деревья, или полуэпифитные растения, еще не утратившие окончательно связи с почвой. На влажных, затененных местах под пологом леса, вблизи воды, на покрытых мхом влажных скалах можно встретить меластомовые — травы с нежными или сочными листьями, восходящие, вьющиеся или распростертые, ползучие и укореняющиеся или даже бесстебельные, как, например, *гравесия удивительная* (Gravesia mirabilis) во влажных лесах Мадагаскара с розеткой красиво окрашенных листьев. Число меластомовых, ведущих эпифитный образ жизни, довольно велико. Они поселяются на стволах и крупных ветвях высоких деревьев, на мертвых растениях или на скалах, используя их лишь в качестве опоры. Мощная корневая система, прочно прикрепляющая растение к опоре, нередко снабжена разнообразной формы и величины клубнями. Продолговатые, мясистые, сладковатые на вкус клубни *мединиллы серповидной* (M. falcata) скучены в крупную массу, вес которой может достигать нескольких килограммов.

Многие представители меластомовых встречаются в заболоченных лесах, на болотах. У растений, приспособленных к жизни в воде, в погруженных в воду частях стебля и корнях развита воздухоносная ткань.

Меластомовых можно встретить также на морских побережьях, на коралловых рифах, в мангровых болотах. Немало растений этого семейства встречается в засушливых условиях — на сухих и солнечных местах, на солончаках, в саваннах, на скалах. Некоторые виды растут в кратерах вулканов, на старых потоках лавы, вблизи горячих источников. На сухих плоскогорьях внутренних районов Бразилии в кампосе обильны невысокие сильно опушенные жестколистные кустарники или кустарнички, имеющие нередко эрикоидный облик, или травы с мелкими чешуевидными, часто черепитчато расположенными на стеблях листьями. Из растений африканских саванн особенно замечательны виды рода *диссотис* (Dissotis), насчитывающего около 140 видов тропической и Южной Африки. Это главным образом травянистые растения, а также кустарнички или кустарники, обычно волосистые, с пурпурными или фиолетовыми цветками. Одни виды диссотиса — эфемеры, небольшие однолетние растения, которые успевают пройти весь цикл развития во влажное время года до наступления сухого сезона. Другие виды являются эфемероидами. Некоторые виды диссотиса — клубнеобразующие многолетние травы. Во время сухого периода надземные органы эфемероидов полностью отмирают, живыми остаются лишь снабженные почками клубни или корневища.

В лесах тропической Южной Америки, особенно в долине реки Амазонки, известно немало меластомовых, на листьях которых имеются крупные мешковидные вздутия. Они выдаются на верхней поверхности листа в виде двойных, разделенных продольными перегородками пузырей, открываясь наружу небольшими отверстиями в пазухах базальных жилок на нижней стороне листа. В этих полых вздутых

мешках поселяются маленькие, больно жалящие муравьи, которые, очевидно, охраняют растение от крупных муравьев-листорезов, приносящих ему большой вред. Отсюда название этих вздутий — формикарии (от латинского названия рода муравьев — Formica). Туземцы всегда избегают такие растения. Стоит лишь чуть-чуть потрясти листья, как тотчас муравьи выбираются из своих жилищ и нападают на человека. Формикарии разнообразны по форме, от узкоовальных до шаровидных, иногда довольно крупные. Чаще всего возникают они в основании листовой пластинки или на черешке, реже на стебле непосредственно под черешком. У многих растений с такими мешками листья анизофильные. На ветвях *тококи гвианской* (Tococa guianensis) нередко можно видеть висячие «муравьиные сады». Затопление почвы высокой водой делает невозможным строительство муравейников на земле, вынуждая муравьев сооружать свои жилища на низких деревьях или кустарниках, куда они сносят вместе с землей семена и плоды различных растений. В муравейниках развиваются своеобразные сообщества эпифитных растений, так называемых «муравьиных эпифитов», многие из которых приурочены к «муравьиным садам». Плоды тококи, приятные на вкус, едят не только местные жители, но и обезьяны. Вот почему это растение называют также «деревом макак».

В Перуанских Андах встречается *птерокладон Спруса* (Pterocladon sprucei) из монотипного рода со вздутыми полыми конечными ветвями с зонтиковидными соцветиями, которые постоянно населены муравьями. К числу мирмекофильных растений принадлежат и эпифитные виды малайского рода *пахицентрия* (Pachycentria); муравьи селятся в корневых клубнях этих растений.

Цветки меластомовых опыляют главным образом собирающие пыльцу крупные пчелы и шмели, а также осы, маленькие мухи, муравьи и жуки. Цветки некоторых меластомовых опыляют колибри и летучие мыши. Кроме яркой окраски лепестков и тычинок, запаха цветков и нектара, насекомых привлекают также окрашенные прицветники либо красные цветоножки и оси соцветия. Своеобразные, вздутые в основании пыльники ряда меластомовых по своему действию при выбрасывании пыльцы напоминают воздуходувные мехи. Впервые такие пыльники были описаны у *рексии вирджинской*, или *луговой красавицы*, или *оленьей травы* (Rhexia virginica, см. рис. 108). Это травянистое растение с клубневидно утолщенными корнями и с крупными красивыми пурпурными 4-членными цветками украшает влажные песчаные луга и болота от штата Нью-Йорк до Каролины и Флориды. Самая нижняя часть ярко-желтого удлиненного и изогнутого одногнездного пыльника имеет форму пузыревидного мешка, в основании которого — шпорцевидный придаток связника. Столбик расположен значительно ниже и позади пыльников. К его липкому рыльцу тотчас пристает пыльца от брюшка пчелы. Набухший мешок в основании пыльника при нажимании на него лапками пчелы действует как воздуходувные мехи, вызывая струю пыльцы, с силой выбрасываемую из единственной мельчайшей верхушечной поры на тело насекомого, в сторону, противоположную от рыльца. При этом пыльник сначала подпрыгивает вперед, а затем возвращается в исходное положение. Аналогичным образом выбрасывается пыльца у некоторых других меластомовых. При опылении *гетероцентрона* (Heterocentron) и меластомы (Melastoma) существенную роль играют придатки связника, которые под тяжестью насекомого или от толчка в момент его отлета приводят в движение крупные пыльники, вызывая выбрасывание пыльцы из верхушечных пор на тело насекомого. Механизм опыления этих растений, очевидно, однотипен. Цветки меластомы опыляются крупными пчелами и шмелями, собирающими пыльцу. Привлекаемая желтыми пыльниками, пчела приземляется на сильные нити тычинок, при этом надавливая на вильчатые придатки связника крупных тычинок, находящиеся непосредственно под желтыми пыльниками. Крупные фиолетовые пыльники, по окраске не отличающиеся от лепестков, тотчас опускаются вниз, в сторону от тела насекомого. По мере того как пчела «доит» «пищевые» пыльники сильными движениями своих челюстей, «пищевая» пыльца набрасывается на ее брюшко. Пчела издает жужжащий звук, вибрируя своими крыльями, и вызывает целое облако пыльцы из фиолетовых «опыляющих» пыльников, которые действуют как катапульты. Связник способствует катапультированию пыльцы. Пыльца выбрасывается на спинку улетающей пчелы не только в результате вибрации, но и при поднимании пыльников в момент отлета пчелы. После нескольких посещений спинка пчелы полностью припудрена пыльцой. Рыльце касается спинки насекомого, не наблюдается контакта брюшка с «опыляющими» пыльниками и рыльцем. Два вида пыльцы иногда переносятся пчелой раздельно. Крупные размеры меластомовых делают невозможным их опыление маленькими пчелами, которые совершают набег на «пищевые» пыльники, но не осуществляют опыление.

Наиболее полно опыление было изучено у ряда родов трибы тибухиновых (Tibouchineae) — тибухины, *итатиайи* (Itatiaia) и *брахиотума* (Brachyotum). Неотропический род тибухина

объединяет свыше 200 видов деревьев, кустарников, которые особенно обильны в Бразилии и в Андах. Цветки у большинства видов крупные, иногда окружены прицветниками, часто срастающимися и закрывающими бутон. Тычинки с короткими и длинными изогнутыми пыльниками, с сильно продолженными связниками с 2 маленькими бугорками или шпорцами придают цветку вид паука (отсюда и название рода — паук-цветок). Цветки большинства видов тибухин опыляют крупные пчелы и шмели, собирающие пыльцу. В цветках некоторых тибухин с выраженной протандрией и с обильно выделяющимся нектаром были обнаружены муравьи. Маленькие и крошечные осы и даже пчелы нередко прогрызают сморщенную верхушку пыльника в цветках тибухин и таким образом собирают пыльцу. Другая группа насекомых (крупные осы) съедает частично или иногда уничтожает полностью тычинки. Защитой от непрошеных гостей, особенно муравьев, у тибухин служат железистые волоски на связнике и тычиночных нитях. Один из видов этого рода — *тибухина толстая* (T. grossa) — опыляется летучими мышами, питающимися обильно выделяющимся нектаром цветков. Это растение встречается в горах Колумбии, Эквадора и Перу. Темно-красные цветки издают сильный, особенно ночью, капустный запах. Плотные мясистые лепестки длиной 2,5—3 см с сальной верхней поверхностью образуют колокольчатый венчик. Опыление цветков осуществляется летучими мышами.

Маленький кустарник *брахиотум багульниколистный* (Brachyotum ledifolium), встречающийся в Андах, Эквадоре и Перу, замечателен тем, что его цветки опыляются колибри. Вздутое основание пыльников несет каплю нектара, который выделяется на верхушке тычиночных нитей. Когда колибри всовывает клюв внутрь цветка, то клюв ударяет по набухшему основанию пыльников, и тотчас из крошечных верхушечных пор выбрызгивается струя пыльцы и попадает на мелкие перья в основании клюва. При посещении других цветков перышки головы колибри с прилипшей пыльцой касаются выступающего рыльца. При давлении на эластичную стенку пыльника спичкой струя пыльцы может быть выброшена на расстояние 3 см. Очевидно, другие виды этого рода также являются орнитофильными. Цветки же *брахиотума Бентама* (B. benthamianum), эндемичного для Эквадора и Перу, приспособлены к опылению пчелами и шмелями. У некоторых меластомовых наблюдается каулифлория. У ряда видов отмечено самоопыление.

Сочные яркие ягоды меластомовых привлекают плодоядных птиц и других животных (обезьян, белок), которые, охотно поедая плоды, распространяют семена. Плодами меластомовых питаются бульбули, голуби, вороны, индийская птица мина, бразильская сабиа и другие плодоядные птицы.

Мелкие семена из сухих открытых коробочек у различных представителей семейства могут переноситься ветром. К анемохорным растениям, очевидно, принадлежат виды меластомовых с крылатыми семенами.

Хозяйственное значение семейства невелико. Меластомовые известны главным образом как декоративные растения. В листьях, плодах и коре многих видов содержатся красящие вещества. Получаемые из них краски местное население использует для окрашивания тканей, циновок или в качестве чернил (например, из ягод микопии). Из коры некоторых тибухин получают черную краску. Желтое красящее вещество, в обилии содержащееся в листьях ряда видов мемецилона, заменяет на Шри-Ланке шафран, и потому этот род называют «шафрановым деревом». Сочные плоды многих меластомовых приятны на вкус и употребляются в пищу или для приготовления освежающих напитков, мармелада, варенья. Виды американского рода *беллуция* (Bellucia) — плодовые растения. Плоды мурири — продукт питания местного населения в Бразилии. Листья, кора, ягоды многих меластомовых имеют лечебные свойства и применяются в народной медицине. Листья *меластомы малабарской* (M. malabathricum) — источник питания шелкопряда, производящего высококачественный шелк. Плоды этого растения съедобны, из них получают черную или пурпурную краску, из которой приготавливают чернила. Древесина ряда видов находит применение в строительстве домов, для изготовления мебели, инструментов, для получения древесного угля хорошего качества. Твердая и тяжелая («железная») древесина *мемецилона съедобного* (Memecylon edule) используется для стропил и свай при строительстве домов, известна в Индии как заменитель самшита. Плоды этого растения съедобны.

## СЕМЕЙСТВО МИРТОВЫЕ (MYRTACEAE)

Миртовые — одно из самых крупных семейств в порядке миртовых. Оно включает около 140 родов и, вероятно, не менее 3000 видов, обитающих главным образом в тропических странах и особенно многочисленных в Австралии и тропической Америке. Из всех представителей семейства дальше всех на север продвинут *мирт обыкновенный* (Myrtus communis, рис. 110), достигающий Азорских островов, Европы и Западной Азии, а в южном полушарии — *метросидерос зонтичный* (Met-

rosideros umbellatus), достигающий острова Кэмпбелл.

Миртовые входят в состав самых разных растительных сообществ. Их можно встретить в дождевых лесах и пустынях, на каменистых горных склонах и пустошах, высоко в горах и на затопляемом морском берегу. Они образуют чистые леса и кустарниковые заросли, могут быть преобладающей породой в смешанном лесу, растут группами или единичными экземплярами в различных растительных сообществах. Монотипный палеотропический род *осборния* (Osbornia octodonta) является одним из специализированных мангровых растений и снабжен пневматофорами.

Миртовые — деревья и кустарники, среди которых имеются все переходы от гигантских деревьев, как некоторые виды *эвкалипта* (Eucalyptus, рис. 111) до мелких ползучих кустарничков. Листья супротивные или редко очередные, простые, обычно цельные. Они бывают округлыми, продолговатыми, ланцетными или игольчатыми. Размеры листьев варьируют от 1—2 мм у видов рода *беккея* (Baeckea) до 50 см у некоторых видов эвкалипта. Большинство миртовых имеет в молодом возрасте четырехгранные стебли.

Цветки миртовых собраны в разного рода верхоцветные или реже бокоцветные соцветия (табл. 32). В некоторых линиях эволюции миртовых соцветия подвергаются самым различным, иногда очень своеобразным видоизменениям, связанным с биологией опыления. Очень своеобразно, например, чрезвычайно похожее на корзинку сложноцветных щитковидное соцветие западноавстралийского монотипного рода *актинодиум* (Actinodium), у которого роль «язычковых» цветков играет несколько родов видоизмененных стерильных цветков. Цветки актиноморфные или очень редко зигоморфные, обоеполые или редко однополые, обычно с двумя прицветничками у основания. Чашелистиков и лепестков по 4—5, свободных или более или менее сросшихся; в некоторых случаях чашелистики сильно редуцированы и незаметны, а лепестки иногда отсутствуют. Весь околоцветник, или только чашечка, или венчик срастаются, образуя так называемую калиптру (или колпачок), опадающую при раскрывании цветка. У некоторых родов, как, например, *плиния* (Plinia) и *каликоректус* (Calycorectus), доли чашечки более или менее срастаются, но при раскрывании цветка расщепляются. Иногда, как у некоторых видов *марлиереи* (Marlierea), одна увеличенная доля чашечки становится колпачковидной. У некоторых видов *сизигиума* (Syzygium) доли околоцветника соединяются, образуя колпачок, который при раскрывании цветка опадает как целое. Хорошо раз-

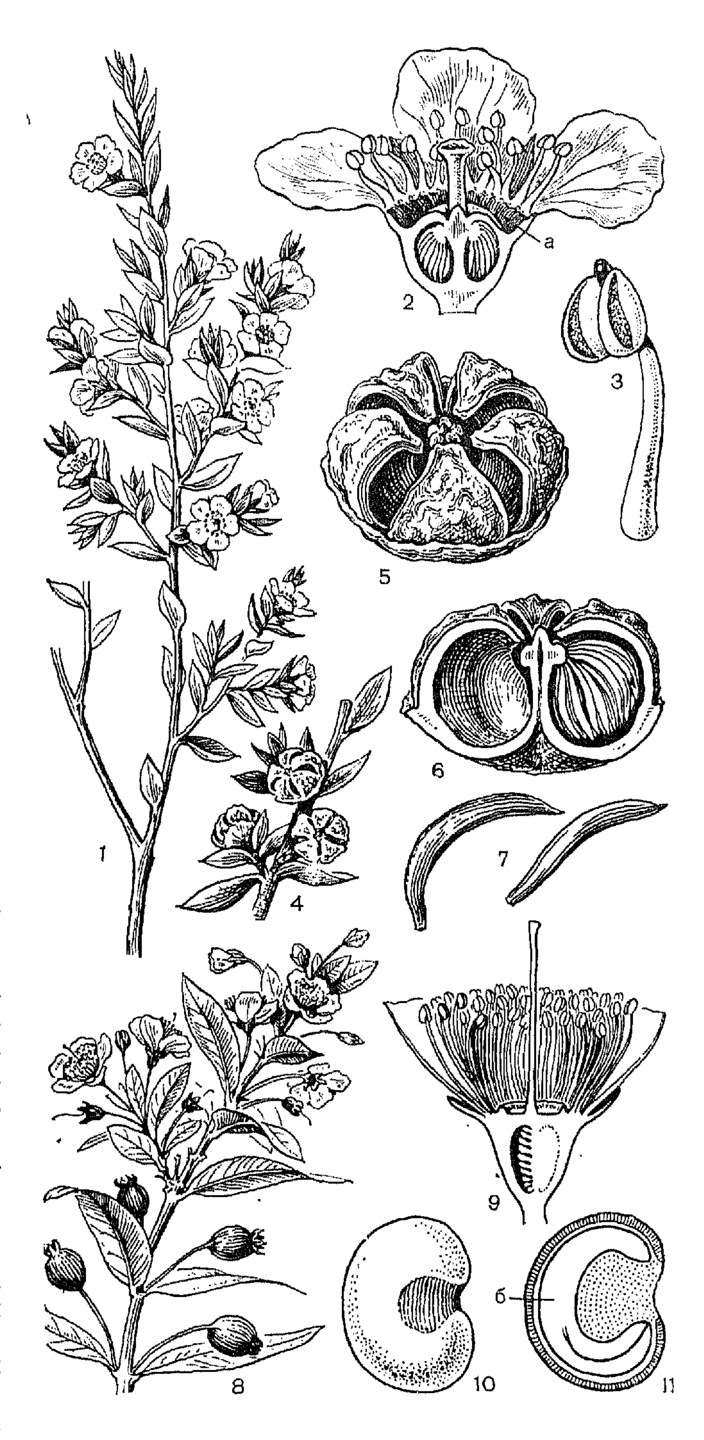



Рис. 110. Миртовые.

Л е п т о с п е р м у м   м е т л о в и д н ы й (Leptospermum scoparium): *1* — ветвь с цветками; *2* — продольный разрез цветка (*а* — нектарник); *3* — тычинка; *4* — ветвь с плодами; *5* — зрелый плод; *6* — продольный разрез плода; *7* — семя. М и р т   о б ы к н о в е н н ы й (Myrtus communis): *8* — ветвь с цветками и плодами; *9* — продольный разрез цветка; *10* — семя; *11* — продольный разрез семени (*б* — зародыш).

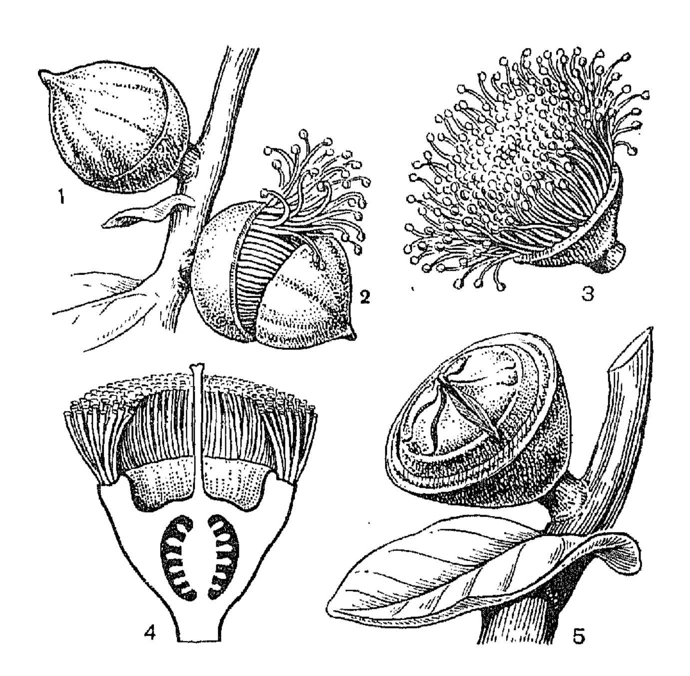



Рис. 111. Эвкалипт крупноплодный (Eucalyptus macrocarpa):

1 — бутон; 2 — раскрывающийся бутон и опадение крышечки; 3 — цветок; 4 — продольный разрез цветка; 5 — плод.

витая калиптра возникла в нескольких разных линиях эволюции миртовых и обычно связана с хорошо развитыми тычинками, как, например, у эвкалипта. Чаще всего калиптра образуется чашелистиками, но, как показал ряд австралийских ботаников (Л. Д. Прайор и Л. А. С. Джонсон, 1971; Л. А. С. Джонсон, 1972, 1976), у эвкалипта и близких родов калиптра образуется из венчика (при наличии свободных чашелистиков), из чашечки (при отсутствии венчика или при наличии более или менее свободных лепестков, опадающих вместе с калиптрой) и из сросшихся зачатков чашечки и венчика. Наконец, у целого ряда видов эвкалипта имеются две калиптры, образованные одна из чашечки, а другая — из венчика, причем обычно первая опадает раньше. Интересно также, что у некоторых родов сросшиеся или слипшиеся прицветнички могут образовать подобие калиптры. Все это показывает, что одна и та же биологическая задача может решаться разными путями с использованием разных морфологических структур. Тычинки обычно многочисленные, свободные или в пучках (табл. 32). Цветки, у которых лепестки сохраняются при раскрывании, имеют обычно небольшое число тычинок, равное или в два раза превышающее число лепестков. У цветков с опадающим при раскрывании околоцветником тычинок много и они часто образуют пучки разного вида; у одних эти пучки напоминают перо, у других пучок тычинок ветвится как ствол дерева (например, у *тристании* — Tristania), у третьих образует веер. В цветке может быть до 5 пучков с 20 и более тычинками в каждом пучке. Многочисленные тычинки имеют яркую, часто контрастную окраску тычиночных нитей и пыльников, которые и образуют привлекающий аппарат цветка. Гинецей вторично-синкарпный, редко паракарпный, состоит из 2—3 (редко до 16) плодолистиков. Столбик длинный, тонкий, с небольшим головчатым рыльцем. Завязь обычно полунижняя (только у *псилоксилона* — Psiloxylon — монотипного рода, эндемичного для островов Маврикий и Реюньон, завязь вполне верхняя, но этот род нередко выделяется в отдельное семейство), 1—16-гнездная, с 2 — многими семязачатками на каждой плаценте.

Миртовые почти исключительно перекрестноопыляемые растения, хотя есть сведения, что у некоторых видов австралийского рода *дарвиния* (Darwinia) наблюдается самоопыление. Цветки миртовых протандричны. Опылителями являются как насекомые, так и птицы и млекопитающие. Насекомые, как правило, опыляют мелкие цветки с заметным околоцветником и небольшим числом тычинок, но они охотно посещают также виды эвкалипта, *метросидероса* (Metrosideros), *мелалеуки* (Melaleuca) и другие, у которых только многочисленные и яркие тычинки служат для привлечения опылителей. Особенно много насекомоопыляемых миртовых в склерофильных верещатниках и скрэбах. Цветки, окрашенные в красный цвет, особенно цветки с многочисленными и умеренно длинными тычинками, обычно опыляются птицами. Особенно велика роль птиц в опылении миртовых в Австралии и Новой Зеландии, где число специализированных насекомых-опылителей, извлекающих свою пищу из цветков, невелико, особенно число высших пчелиных. Поэтому большую роль в опылении миртовых играют здесь попугаи лори (Psittacidae из подсемейства Loriinae), цветоносовые (Dicaeidae), нектарницевые (Nectariniidae), белоглазковые (Zosteropidae) и медососовые (Meliphagidae). Как указывает австралийской ботаник Дж. А. Армстронг (1979), орнитофилия наблюдается во всех экологических условиях, даже в пустыне. Интересно, что в Южной Африке, где эвкалипты прекрасно растут, постоянными опылителями стали черноголовые иволги и желтые ткачи, которым нектар эвкалиптов пришелся по вкусу. Не менее интересно, что в Ленинграде, в оранжереях Ботанического института Академии наук СССР нектар каллистемона пьют воробьи, производя опыление. К постоянным опылителям миртовых принадлежат также различные мелкие нелетающие млекопитающие (в Австралии особенно

сумчатые). Некоторые из них имеют хоботковидно вытянутую мордочку, которую они погружают в цветок, поедая его сладкие части и нектар. Таков обитающий на юго-западе Австралии хоботно-головый кускус, или медовый поссум (Tarsipes spencerae), опыляющий цветки различных миртовых, особенно *бофортии тычинковой* (Beaufortia anisandra) и *калотамнуса изящного* (Calothamnus gracilis). Обитающий на юго-востоке и в центральных районах Австралии тонкохвостый кускус, или карликовый поссум (Cercaërtus concinnus), опыляет цветки ряда видов эвкалипта и бофортии. Миртовые, приспособленные к опылению нелетающими, млекопитающими, характеризуются крупными цветками и соцветиями с сильно выраженным запахом и обильным выделением нектара. Активное участие в опылении миртовых принимают также представители отряда рукокрылых — крыланы и летучие мыши. В Австралии виды крыланов (семейство Pteropidae), особенно виды летучих лисиц (Pteropus), добывают нектар из многих видов эвкалиптов, из видов ангофоры, мелалеуки, каллистемона и некоторых других миртовых. Цветки далеко не всегда бывают узкоприспособлены только к определенному типу опылителей. Так, в Австралии цветки *мелалеуки пятижилковой* (M. quinquenervia) в течение дня регулярно посещаются насекомыми и птицами, а ночью сосущим нектар длинноязычным австралийским крыланом (Synonycteris australis). Этот крошечный крылан, длина тела которого всего лишь 5—6 см, с длинным подвижным языком питается почти исключительно цветками и нектаром. Он очень охотно посещает цветки мелалеуки, а также цветки каллистемона.

Плоды миртовых очень разнообразны по форме и размерам (табл. 32). Сочные плоды отличаются яркостью окраски: они могут быть красные, оранжевые, желтые, голубые и черные за счет цвета экзокарпия. Эти плоды распространяются в основном приматами и птицами. У коробочек и орехов покровы становятся кожистыми или одревесневшими. Предполагают, что появление этого признака связано с обитанием в условиях частых низовых пожаров и засухи. С другой стороны, пожары способствуют прорастанию семян, высвобождая их из одревесневших плодовых оболочек. Созревание плодов и развитие семян длится от нескольких недель до нескольких лет. Коробочки растрескиваются обычно сверху вниз на разную глубину, причем механизм разбрасывания семян очень варьирует. У мангрового рода осборния плоды утрачивают сочный околоплодник, но остаются нераскрывающимися. Они распространяются по воде. Сухая ягода с ложными перегородками образуется при разделении гнезд завязи на многочисленные перегородки (*родомиртус* — Rhodomyrtus). Сухие плоды распространяются чаще всего птицами. Размеры семян от 0,5 до 22 мм и более. Семена бывают палочковидные (мелалеука, эвкалипт), слегка изогнутые (лептоспермум), овальные или почковидные (мирт), иногда крылатые (пурпуреостемон — Purpureostemon), с гладкой, шершавой или ребристой поверхностью. Зародыш прямой, изогнутый, звездчатый, с узкими тонкими или толстыми семядолями и слабо развитым эндоспермом. По строению зародыша многие миртовые хорошо различаются.

Представители миртовых резко различаются по характеру плода: одни имеют сухие плоды, другие — сочные. Сухие плоды — орехи или коробочки — характерны для около 80 родов, объединяемых в подсемейство лептоспермовые (Leptospermoideae). Ареал этого подсемейства ограничен Австралией, отдельные роды достигают Малезии и Южной Азии и лишь единственный род *тепуалия* (Tepualia) встречается в Южной Америке (Чили). Сочноплодные миртовые объединяют более 60 родов в подсемейство миртовые (Myrtoideae), у которых очень разорванный ареал: тяготея к тропической Америке, они растут также в Африке, Южной и Юго-Восточной Азии, Северной Австралии и являются более мезофильными растениями.

В подсемействе лептоспермовых наиболее крупный род — эвкалипт, включающий около 525 видов, распространенных в основном в Австралии и Тасмании с немногими видами в Малезийской флористической области. Эвкалипты — самые высокие растения среди цветковых. Были описаны экземпляры высотой до 155 м при диаметре ствола 25 м. Теперь таких гигантов уже нет, но 100-метровые деревья в возрасте 350—400 лет еще недавно украшали влажные леса Австралии. Стройные, высокие, прямоствольные виды *эвкалипт царственный* (E. regnans), *эвкалипт гигантский* (E. gigantea) растут во влажном климате, образуя верхний ярус в смешанном лесу. После пожаров возникает чистый эвкалиптовый лес, но без эвкалипта царственного, так как он не выносит пожаров. Эвкалипты опережают по скорости роста все породы: к концу первого года высота сеянцев достигает 2,5 м, а к 10 годам — 25—30 м. В сухом жарком климате растут более низкорослые виды, а в пустынях Центральной Австралии карликовые эвкалипты (их более 130 видов), едва достигающие 2—3 м в высоту. Они образуют вместе с акациями густые заросли малли. Из кустарниковых эвкалиптов состоит преимущественно и другой характерный тип растительности Австралии — скрэбы. Корявым деревцем растет высоко в горах, где выпадает снег, *эвкалипт снеголюбивый* (E. niphophila), на каменисто-

песчаных почвах образует плотные заросли *эвкалипт камеденосный* (E. gummifera). Эвкалипты своеобразно приспособились к жизни и размножению в условиях частой засухи, резкой смены температур, плохого корневого питания и пожаров. У молодых растений на гипокотиле образуются вздутия — древесные клубни (лигнотуберы), которые с возрастом увеличиваются в размерах. Из лигнотубер возникают многочисленные побеги. У эвкалипта камеденосного обнаружен клубень, занимающий площадь 75 м$^2$, на нем насчитали 301 живой побег и 70 мертвых. Бо́льшую часть клубня занимает сердцевина, содержащая крахмал и неорганические вещества, имеются также камбий, флоэма, корка, луб. Эвкалипты — вечнозеленые жестколистные растения. Только 10 видов теряют листья в сухой жаркий период — это обитатели северных областей Австралии.

Листья эвкалипта цельные, у молодых растений супротивные, сидячие, стеблеобъемлющие. У взрослых листорасположение очередное, листовая пластинка на длинных черешках повертывается всегда параллельно падающим солнечным лучам. Именно поэтому эвкалиптовые леса являются светлыми, с хорошо развитым травянистым покровом. Палисадная ткань расположена на обеих сторонах листа. Листья варьируют по форме от круглых до саблевидных. Они содержат множество эфирномасляных желёзок. Корковый слой, покрывающий ствол, может быть гладким, глубокобороздчатым или чешуйчатым. У некоторых эвкалиптов в период сильного роста корковый слой ежегодно отделяется, что придает стволу очень своеобразный вид: корка висит в виде больших лоскутов или мелких лохмотьев. Раскрывшийся цветок эвкалипта не имеет околоцветника, так как тычинки, распрямляющиеся при раскрывании бутона, сбрасывают калиптру. Тычинок много, с длинными тычиночными нитями, белыми, реже желтыми, розовыми или красными, прикрепленными по краю вогнутого цветоложа. Завязь 2—7-гнездная с многочисленными семязачатками. У ряда видов описаны функционально однополые цветки. Цветение наступает у эвкалиптов через 12—18 месяцев после заложения бутонов, что оправдывает необходимость калиптры как защиты. Плоды овальные или шаровидные, с гладкой или ребристо-бугорчатой поверхностью, диаметром от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Они созревают около года, но остаются на материнском растении по нескольку лет, после чего коробочки вскрываются. Деревянистыми плодами эвкалиптов питаются попугаи, способствуя их расселению.

Эвкалипт оказался одним из полезнейших родов семейства миртовых. Он отличается ценной древесиной; благодаря способности к быстрому росту его разводят почти во всех тропических и субтропических странах. Кроме того, практическое значение имеет кора эвкалиптов, содержащая дубильные вещества, а также листья, из которых извлекают ценное эфирное масло, широко употребляемое в медицине, парфюмерии и промышленности. В СССР культивируют около 30 видов эвкалипта, главным образом на Черноморском побережье Кавказа.

Интересен род метросидерос (около 60 видов), распространенный от Южной Африки до Полинезии и Новой Зеландии. Вечнозеленые кустарники, деревья и деревянистые лианы. Есть эпифитные формы. Цветки с многочисленными тычинками, у которых широкий связник с несколькими масляными желёзками. Древесина некоторых крупных деревьев не уступает по качеству железному дереву.

Австралийско-новокаледонский род каллистемон включает около 25 видов, из которых большинство произрастает в Австралии. Яркие тычинки, составляющие основную часть цветков, собраны в плотные соцветия длиной 5—12 см и шириной 3—6 см. В зависимости от окраски тычиночных нитей соцветия бывают густокрасными, желтыми или кремовыми. В роде встречаются как деревца, так и кустарники, с торчащими ветвями и ланцетовидными листьями.

Пучками ярких тычинок образованы также розовато-лиловые цветки другого преимущественно австралийского рода — мелалеуки, включающего более 100 видов. Подавляющее большинство видов ограничено Западной Австралией, где образуют великолепно цветущие заросли. Это кустарники, реже деревья высотой до 9 м. Кроны деревьев очень плотные и тенистые, так что под их пологом нет растительности. Листья от продолговатых до узколинейных, почти нитевидных. В листьях образуются ароматические эфирные масла. Цветки собраны плотной головкой или «ершиком». Репродуктивные побеги мелалеуки и каллистемона прорастают в вегетативную ветвь, на которой опять появляются цветки. Плоды одревесневающие, остающиеся на ветвях по нескольку лет. В Восточной Австралии, Юго-Восточной Новой Гвинее и Новой Каледонии обитает так называемое *каепутовое дерево* (Melaleuca quinquenervia, часто неправильно называемое M. leucadendron). Этот вид часто культивируется как эфиромасличное растение. Из листьев и молодых ветвей получают эфирное масло, применяемое в медицине и как инсектицид. Культивируется также для осушки болот и как декоративное растение.

Из представителей подсемейства лептоспермовых назовем также род *лептоспермум* (Lep-

tospermum, табл. 32). В нем более 40 видов вечнозеленых кустарников и деревьев, обитающих главным образом в Австралии, и только 1—2 вида встречаются на Малайском архипелаге и 3 вида в Новой Зеландии. *Лептоспермум сглаженный* (L. laevigatum) широко используется в Австралии для закрепления песков. Некоторые виды имеют декоративное значение.

Широкой известностью пользуется мирт, по имени которого названо семейство и подсемейство миртовые. В современном более узком его понимании род мирт заключает не более 16 видов, один из которых встречается, как уже было сказано, на Азорских островах, в Европе, Северной Африке и Западной Азии, другой — в Африке, а остальные — в Вест-Индии и Флориде. Однако, по мнению известного американского ботаника Р. Мак Во (1968), вест-индские виды стоят ближе к некоторым американским родам, чем к мирту обыкновенному. Поэтому не исключено, что род мирт сведется к двум афро-евразиатским видам. Это небольшие вечнозеленые деревья и кустарники. Цветки с 4 лепестками и многими тычинками. Плод — ягода, увенчанная остающимися чашелистиками. Мирт обыкновенный является одним из характерных элементов средиземноморского маквиса. С древнейших времен мирт обыкновенный культивируется главным образом ради эфирных масел, содержащихся в листьях и других частях. Зеленые и сухие плоды используются как приправа в кулинарии. В СССР его выращивают в Крыму и на Черноморском побережье Кавказа.

К мирту, особенно к вест-индским видам, близок большой род *псидиум* (Psidium, около 100 видов в Вест-Индии и в тропической Южной Америке). Вечнозеленые деревья или кустарники обычно с крупными белыми цветками с многочисленными тычинками и шарообразными или грушевидными плодами-ягодами, которые иногда бывают крупными и съедобными. Некоторые виды псидиума культивируются как плодовые деревья. Наиболее известна *гуава*, или *«гуайава»* (Psidium guajava), широко культивируемая в тропических и субтропических странах из-за богатых витаминами ароматных, кисло-сладких, сочных плодов, обладающих пищевыми качествами. Плоды гуавы используют для приготовления джемов, приправ, соков, пунша и особенно желе. Его семена широко распространяются птицами и другими животными и во многих местах он легко натурализуется. В СССР гуава имеется в коллекционных насаждениях Черноморского побережья Кавказа.

С миртом сближается также род *родомиртус* (Rhodomyrtus), включающий около 20 видов, распространенных от тропической Азии до Новой Каледонии и Австралии. Индо-малезийский вид *родомиртус опушенный* (R. tomentosa) культивируют ради съедобных плодов.

Почти половина всех видов семейства миртовых относится к двум родственным родам — *евгении* (Eugenia) и *сизигиуму* (Syzygium). Род евгения заключает около 1000 видов, произрастающих главным образом в тропической Америке. Лишь немногие виды этого рода встречаются в тропиках Старого Света. Вечнозеленые деревья и кустарники с простыми листьями. Чашечка 4-лопастная; лепестков 4, белых; завязь 2-гнездная; плод — ягода. Некоторые виды, например *«суринамскую вишню»* или *евгению одноцветковую* (E. uniflora), культивируют ради съедобных плодов. Палеотропический род сизигиум, насчитывающий от 400 до 500 видов, отличается от евгении характером соцветия, трубкой чашечки, продолженной выше завязи, свободными (не сросшимися) семядолями и семенной кожурой. Виды сизигиума — вечнозеленые деревья с простыми листьями. Лепестки свободные или сросшиеся в калиптру. Самым известным представителем рода является гвоздичное дерево, или *сизигиум ароматный* (S. aromaticum). Все части этого растения содержат желёзки с эфирным маслом, известным под названием гвоздичного масла. Ценность гвоздичного масла определяется наличием в его составе эвгенола. Его широко применяют как сырье для производства ванилина, используемого в парфюмерной промышленности и для приготовления некоторых лекарственных препаратов. Высушенные бутоны гвоздичного дерева, известные под названием гвоздики, используют как пряность. Гвоздичное дерево родом с Молуккских островов широко культивируют во многих тропических странах. В культуре известны и некоторые другие виды сизигиума, в частности юго-восточноазиатский вид, известный под названием *сигизиум ямбоза* (S. jambos). В тропиках широко культивируют как декоративное плодовое растение малайский вид *сизигиум малаккский* (S.malaccense) — одно из наиболее красивых тропических деревьев.

Наконец, скажем несколько слов о небольшом южноамериканском роде *фейхоа* (Feijoa, табл. 32), состоящем всего из 2 видов. В последнее время некоторые ботаники объединяют фейхоа с другим южноамериканским видом, описанным на два года раньше фейхоа под названием *акка* (Acca). Однако не все ботаники с этим согласны, и австралийские ботаники Б. Бриггс и Л. А. С. Джонсон (1979) продолжают различать эти два рода. Наиболее важным представителем рода фейхоа является *фейхоа Селлова* (F. sellowiana). Это вечнозеленое деревце или кустарник с раскидистой густой кроной и серебристо опушенными листьями,

обитающий дико во влажных субтропических и умеренно теплых частях Южной Бразилии, Парагвая, Уругвая и Северной Аргентины. Взрослые растения выдерживают температуру до —12 °С и устойчивы против засухи. Многочисленные темно-красные тычинки более длинные, чем мясистые лепестки, привлекают птиц. Плод фейхоа — зеленая с красноватым оттенком ягода. Мякоть зрелых плодов плотная, сочная, кисло-сладкая с приятным вкусом, напоминающим вкус гуави. Плоды используют в свежем и переработанном виде. Фейхоа культивируют как плодовое и декоративное растение во многих странах, в том числе на Черноморском побережье Кавказа и на Южном берегу Крыма. Имеются урожайные высококачественные сорта, некоторые из них выведены в СССР.

Для человека имеют значение также другие представители семейства миртовых. Незрелые плоды многих миртовых употребляют как пряности. Таковы плоды американской *пименты двудомной*, или *лекарственной* (Pimenta dioica, или P. officinalis), называемые «ямайский душистый перец». Листья, цветки, бутоны, семена и кора многих миртовых находят применение в медицине. Отвары листьев и бутонов видов беккеи и сизигиума употребляют как тонизирующие напитки вместо чая. Некоторые миртовые являются ценными медоносными растениями. Особенно популярен у пчеловодов нектар из цветков *эвкалипта разноцветного* (E. diversiocolor). Но наибольшую ценность имеет древесина ряда миртовых. Особенно ценится на мировом рынке древесина эвкалиптов, являющаяся строительным материалом, сырьем для бумажно-целлюлозной промышленности, для производства лаков, клея и других веществ. Ряд видов имеет очень тяжелую и твердую древесину, устойчивую к гниению за счет высокого содержания дубильных веществ. Особенно твердую древесину имеет *эвкалипт железнодревесный* (E. syderoxylon), содержащий в клеточных стенках сосудов кремний.

Отдельные виды культивируют как декоративные растения из-за красивых цветков и плодов или свежей зелени листвы. Наибольшей известностью пользуется мирт, с которым связаны многие народные обряды и праздники. В горшечной культуре и закрытом грунте часто выращивают виды лептоспермума, мелалеуки, каллистемона.

## СЕМЕЙСТВО КОМБРЕТОВЫЕ (COMBRETACEAE)

Семейство комбретовых охватывает около 600 видов, относящихся к 20 родам. Это деревья, кустарники и деревянистые лианы, являющиеся существенным элементом во многих древесных формациях тропических стран обоих полушарий. Наибольшее число видов комбретовых во флоре тропической Африки. Наименее богата комбретовыми флора Австралии, в которой представлены только три рода: *терминалия* (Terminalia), *люмпитцера* (Lumnitzera) и *макроптерантес* (Macropteranthes). Самые крупные роды — *комбретум* (Combretum) и *терминалия*, объединяющие примерно по 250 видов каждый, широко распространены в тропиках обоих полушарий (но комбретум отсутствует в Австралии) и местами выходят за пределы тропиков.

В семействе комбретовых преобладают деревья средней величины и кустарники, обитающие в листопадных лесах, в саваннах и кустарниковых зарослях. Благодаря широкому экологическому диапазону в семействе есть вечнозеленые и в большей или меньшей степени листопадные виды. У некоторых видов, например у *терминалии катаппа* (T. catappa) листья перед опадением краснеют. Терминалия катаппа, широко распространенная в прибрежных лесах от Восточной Африки и Мадагаскара до Полинезии, сбрасывает листья дважды в году.

Среди комбретовых есть и могучие, высотой до 40—50 м, деревья с досковидными корнями, входящие в первый ярус тропических дождевых и муссонных лесов. Терминалии часто можно узнать по характерному облику кроны. Вершина дерева нарастает моноподиально, боковые ветви расположены почти горизонтально и несут на концах большую массу листьев. Известный английский ботаник Э. Дж. Корнер, долгие годы работавший в тропиках, метко назвал терминалии за форму их кроны деревьями-пагодами.

Многочисленны в семействе вьющиеся и лазящие лианы, многие из них закрепляются за опору колючками, которые представляют собой основание черешка опавшего листа. *Комбретум метельчатый* (C. paniculatum), *комбретум кистевидный* (C. racemosum) — лианы, широко распространенные в лесах тропической Западной Африки, поднимаются по деревьям на 20-метровую высоту.

Виды двух родов — *лагункулария* (Laguncularia) и *люмнитцера* (Lumnitzera) — произрастают в мангрове. Лагункулария встречается в мангрове бассейна Атлантического океана, т. е. в Центральной и Южной Америке и Западной Африке. Люмнитцера распространена от берегов Восточной Африки и Мадагаскара к востоку по побережьям тропической Азии, Северной Австралии до Полинезии. Лагункулария и люмнитцера — небольшие вечнозеленые деревья высотой около 6—10 м. Произрастают они на регулярно затопляемом прилива-

ми грунте, защищенные от волн открытого моря полосой зарослей ризофоры или авиценнии. Лагункулария имеет короткие ходульные корни, закрепляющие дерево в илистом грунте, и вертикальные спаржевидные «дыхательные» выросты корней с отрицательным геотропизмом. Газообмен, происходящий в их тканях, восполняет кислородный дефицит, который испытывает корневая система в затопляемом грунте. Такую же «дыхательную» функцию выполняют вертикальные коленчатые выросты, образующиеся на горизонтальных корнях люмнитцеры.

На побережьях Атлантического океана, во внутренней части мангровых зарослей и на открытых скалистых берегах встречается *конокарпус прямостоящий* (Conocarpus erectus, табл. 33) — небольшое вечнозеленое дерево, легко образующее придаточные корни в нижней части ствола по мере нарастания намываемого приливами грунта. Во Флориде встречается его северная форма с серебристым опушением, а на известняковых берегах Карибского моря — наскальная.

Комбретовые имеют цельные листья, расположенные супротивно, мутовчато или спирально; прилистники отсутствуют. Однако Ф. Веберлинг (1960) установил наличие рудиментарных шиловидных прилистников на ранних стадиях развития у видов терминалии, *бухенавии* (Buchenavia) и *аногейссуса* (Anogeissus).

Для комбретовых характерно наличие желёзок на черешке листа или на пластинке у основания, по сторонам главной жилки или у края. У некоторых видов вся пластинка усеяна мелкими желёзками, отчего лист выглядит точечно-прозрачным. Не менее характерно для комбретовых опушение из простых или многоклеточных волосков, выделяющих оксалаты кальция. Строение волосков разнообразно и является систематическим признаком (рис. 112). Наличие многоклеточных волосков в виде щитовидных чешуек на ножке, присущее видам комбретума и *тилоа* (Thiloa), позволяет определять даже фрагменты их ископаемых остатков. Устьица у комбретовых аномоцитные. Членики сосудов с простой перфорацией.

Цветки комбретовых обычно довольно мелкие, невзрачные, белые, желтоватые или зеленоватые, иногда ярко-красные, у многих видов душистые, собраны в пазушные или верхушечные соцветия. Тип соцветий варьирует, преобладают кистевидные и колосовидные соцветия с удлиненной осью, одиночные или собранные в метелку. У видов конокарпуса и *птелеопсиса* (Pteleopsis) ось соцветия сильно укорочена, так что соцветие почти головчатого типа.

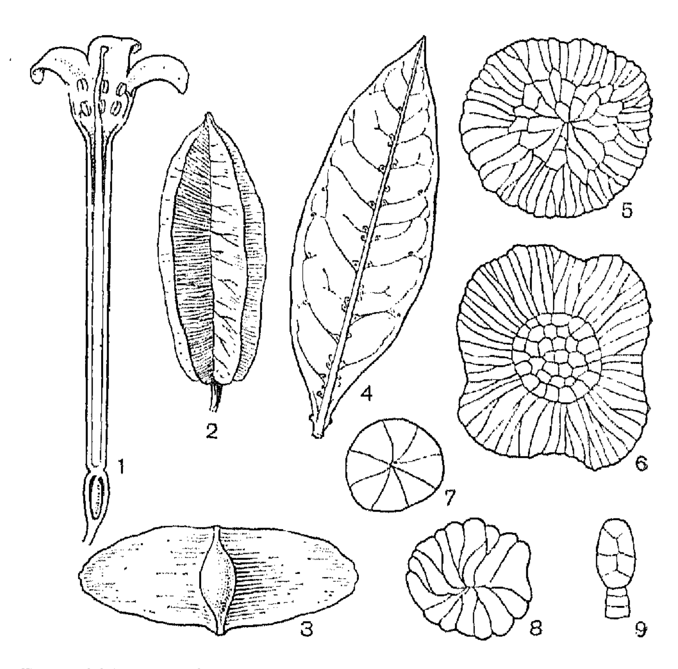



Рис. 112. Комбретовые.

Квисквалис индийский (Quisqualis indica): *1* — продольный разрез цветка; *2* — плод. Терминалия великолепная (Terminalia superba): *3* — плод. Конокарпус прямостоящий (Conocarpus erectus): *4* — лист с желёзками. Различные типы волосков комбретума: *5* — комбретум кустарниковый (Combretum fruticosum); *6* — комбретум Илера (C. hilarianum); *7* — комбретум наскальный (C. rupicola); *8* — комбретум ланцетовидный (C. lanceolatum); *9* — комбретум десятитычинковый (C. decandrum).

Для цветков комбретовых характерно наличие цветочной трубки, которую образует околоцветник, сросшийся в нижней части с завязью. Длина цветочной трубки варьирует, достигая у *квисквалиса индийского* (Quisqualis indica, табл. 33) 6—8 см (рис. 112). Цветки, как правило, актиноморфные (или слабозигоморфные), чашелистики и лепестки в равном числе, по 4—5 (редко 6—8). Цветки терминалии и близких к ней родов, а также тилоа (Thiloa), *каликоптериса* (Calycopteris) и немногих видов комбретума лишены лепестков. Тычинок обычно вдвое больше, чем долей околоцветника. У видов лагункуларии, люмнитцеры, конокарпуса и некоторых других родов цветки имеют лишь один круг тычинок. Тычинки с сильно развитым связником, который переходит в короткое острие.

В цветках комбретовых хорошо развит нектарный диск, круглый или 5—10-лопастный, который обильно выделяет нектар, привлекающий насекомых, а у некоторых видов комбретума также и птиц. Цветки протогиничны, нередко рыльца торчат из еще не раскрывшихся бутонов. Гинецей из 4—5 плодолистиков, паракарпный, с длинным нитевидным столбиком. Завязь нижняя (только у видов *стрефонемы* — Strephonema — полунижняя), одно-

гнездная, обычно с 2 (редко с 6) анатропными, свисающими с верхушки завязи на длинных фуникулусах семязачатками, из которых лишь один развивается в семя.

Плоды всегда односемянные, обычно нераскрывающиеся, большей частью сухие, ребристые, с 2—5 выступающими кантами или крыловидными выростами, которые способствуют распространению ветром. Такой тип плодов преобладает у видов комбретума (рис. 112), встречается у многих видов терминалии. Плоды прибрежных видов комбретума, лагункуларии, люмнитцеры, некоторых терминалий и др. обладают легким пористым пробкообразным околоплодником, который придает им плавучесть и обеспечивает распространение водой. Некоторые виды терминалий имеют крупные плоды с сочным околоплодником и твердым эндокарпием. Такой костянковидный тип плода встречается у видов терминалии, растущих по морским побережьям и в лесах вдали от моря. Самые крупные плоды имеет *терминалия Кернбаха* (T. kaernbachii) из лесов Малезии. Ее красные эллиптические плоды достигают 17 см в длину при диаметре около 6 см. Сочный околоплодник привлекает летучих мышей, которые участвуют в распространении плодов многих видов терминалии.

Семена комбретовых без эндосперма. Зародыш обычно со спирально свернутыми семядолями. Терминалия Кернбаха и некоторые другие виды с сочными плодами имеют круглый зародыш с 3 или 4 мясистыми семядолями (см. рис. 112), которые в семени сложены, как сегменты шара, и напоминают семядоли идиоспермума австралийского из семейства каликантовых. Для комбретовых характерно надземное прорастание семян, но у некоторых видов комбретума из саванн Западной Африки семена, прорастающие на поверхности, затягиваются первичным корнем в глубь почвы, что, очевидно, помогает проросткам выжить во время пожаров.

Комбретовым присуще наличие дубильных веществ во всех частях растений, что позволяет многие из них использовать в кожевенном производстве, в медицине, для получения красителей. Плоды некоторых видов терминалии из Южной Азии, известные под названием миробалан, имеют промышленное значение и являются предметом экспорта. Наибольшее значение в промышленности и медицине имеют *терминалия хебула* (T. chebula), плоды которой содержат 43—53% танина, и *терминалия беллирийская* (T. bellirica). Некоторые терминалии имеют съедобные плоды. Терминалию катаппа культивируют во всех тропических странах под названием «индийский миндаль». Ее семена содержат до 50% пищевого масла и используются в пищу как орехи. Многие представители семейства дают ценную строительную древесину. Особенно ценится древесина *терминалии войлочной* (T. tomentosa) — обычного спутника тикового дерева в муссонных лесах Индии. Для мебели и художественных паркетов используют древесину так называемого «желтого махагони», *терминалии великолепной* (T. superba) из лесов Западной Африки. Во многих странах выращивают в садах декоративный лазящий кустарник квисквалис индийский, длинные трубчатые цветки которого белые при распускании меняют окраску и становятся ярко-красными.

## СЕМЕЙСТВО КИПРЕЙНЫЕ (ONAGRACEAE)

Семейство заключает около 25 родов и до 700 видов. Большинство кипрейных сосредоточены в Новом Свете, в основном в западных областях Северной Америки и Мексики. Лишь представители немногих родов распространены по всему свету или только в тропиках.

Кипрейные — однолетние и многолетние травы, редко кустарники и небольшие деревья. Сравнительно высокие (до 30 м) деревья встречаются среди видов центрально-североамериканского рода *хауя* (Hauya). Листья кипрейных очередные или супротивные, реже мутовчатые, простые, цельные, преимущественно ланцетные и продолговато-яйцевидные средних размеров, цельнокрайные или зубчатые, без прилистников или реже с очень небольшими, обычно опадающими прилистниками. В семействе преобладают сравнительно крупные, красные, фиолетовые, розовые или желтые и белые обоеполые (редко однополые) цветки. Они расположены по одному (реже по два) в пазухах листьев или собраны в бокоцветные соцветия — олиственные кисти, колосья или метелки. Прицветнички отсутствуют, за исключением некоторых *людвигий* (Ludwigia, рис. 113), имеющих цветки с 2 прицветниками. У большинства кипрейных цветки актиноморфные, реже слегка зигоморфные, но у центральноамериканских *лопесий* (Lopezia, рис. 114) ясно зигоморфные. Они обычно 4-членные, иногда бывают 3—7-членные, а у *двулепестника*, или *цирцеи* (Circaea, рис. 115), цветки 2-членные. Цветочная трубка, приросшая к завязи, нередко продолжена над завязью. Чашечка в почкосложении створчатая, по отцветании обычно опадающая. Венчик в почкосложении скрученный, большей частью с яйцевидно-округлыми лепестками, часто суженными при основании в ноготок. У мексиканского монотипного рода *ризенбахия* (Riesenbachia) и у некоторых видов *фуксий* (Fuchsia) венчика нет вовсе, а его функцию при опылении выполняет обычно ярко окрашенная чашечка (табл. 33). Тычинки в том же числе, что и лопас-

ти чашечки, или чаще в двойном против долей венчика и преимущественно расположены в двух кругах, редко тычинок две или одна. Пыльцевые зерна фуксий, *энотеры* (Oenothera, см. рис. 115) около полюса снабжены длинной висциновой нитью, которая, очевидно, способствует переносу пыльцы опылителями. Гинецей вторичносинкарпный, состоит обычно из 4 плодолистиков. Столбик простой, головчатый или с 4-лучевым рыльцем. Завязь всегда нижняя. Число гнезд завязи обычно соответствует числу чашелистиков.

Кипрейные — перекрестноопыляемые и реже самоопыляемые растения. Их опылители — насекомые (преобладают среди них пчелиные и чешуекрылые), а для фуксий главным образом колибри. У рода людвигия (75 видов, обитающих в обоих полушариях, преимущественно в субтропических и тропических областях) число чашелистиков от 3 до 7, чашечка не опадающая после цветения. Лепестки их желтые или белые, в том же числе, что и чашелистики, или отсутствуют. Трубка венчика не продолжена над завязью, столбик короткий, с головчатым или полушаровидным рыльцем, окруженный при основании нектарными желёзками. По данным американских исследователей Дж. Эстеса и Р. Торна (1974), цветки *людвигии пеплоидной* (L. peploides), произрастающей в небольших водоемах в штатах Оклахома и Техас, посещают около 30 видов насекомых. Для этого вида более характерна гейтоногамия (перенос пыльцы с других цветков того же растения). Основные опылители — перепончатокрылые. По поведению на цветке они распределяются на три группы. К первой группе относятся насекомые, садящиеся на рыльце, чтобы собрать пыльцу и нектар. Это самые крупные насекомые из пчелиных. Во вторую группу входят насекомые (в основном галиктовые — Halictidae), приземляющиеся на пыльники, чтобы собрать пыльцу. Двигаясь от пыльника к пыльнику, они пересекают рыльце и, так же как насекомые первой группы, обычно участвуют в перекрестном опылении. Третья группа — это самые маленькие насекомые из пчелиных. Они собирают пыльцу, двигаясь вокруг пыльников, и обычно в контакт с рыльцем не вступают, т. е. при опылении они не эффективны.

Цветки *кипрея узколистного*, или *иван-чая* (Epilobium angustifolium), некоторыми ботаниками относимого к особому роду *хамерион* (Chamerion), обычно служат классическим примером протандрии. Именно при наблюдении цветения этого вида немецким ботаником Х. К. Шпренгелем была открыта дихогамия растений и описана в его сочинении, изданном в 1793 г., «Разоблаченная тайна приро-

Рис. 113. Кипрейные.

Людвигия узкошовная (Ludwigia stenoraphe): *1* — ветвь с цветками и плодами; *2* — цветок; *3* — столбик и рыльце (*а* — нектарники). Людвигия тонкоплодная (L. leptocarpa): *4* — плод; *5* — поперечный разрез плода. Людвигия многолетняя (L. perennis): *6* — плод; *7* — поперечный разрез плода; *8* — семя.

Рис. 114. Кипрейные.

Лопесия крупнолистная (Lopezia macrophylla) *1* — ветвь с цветками. Лопесия увенчанная (L. coronata): *2* — цветок (*а* — лепестковидный стаминодий); *3* — плод.

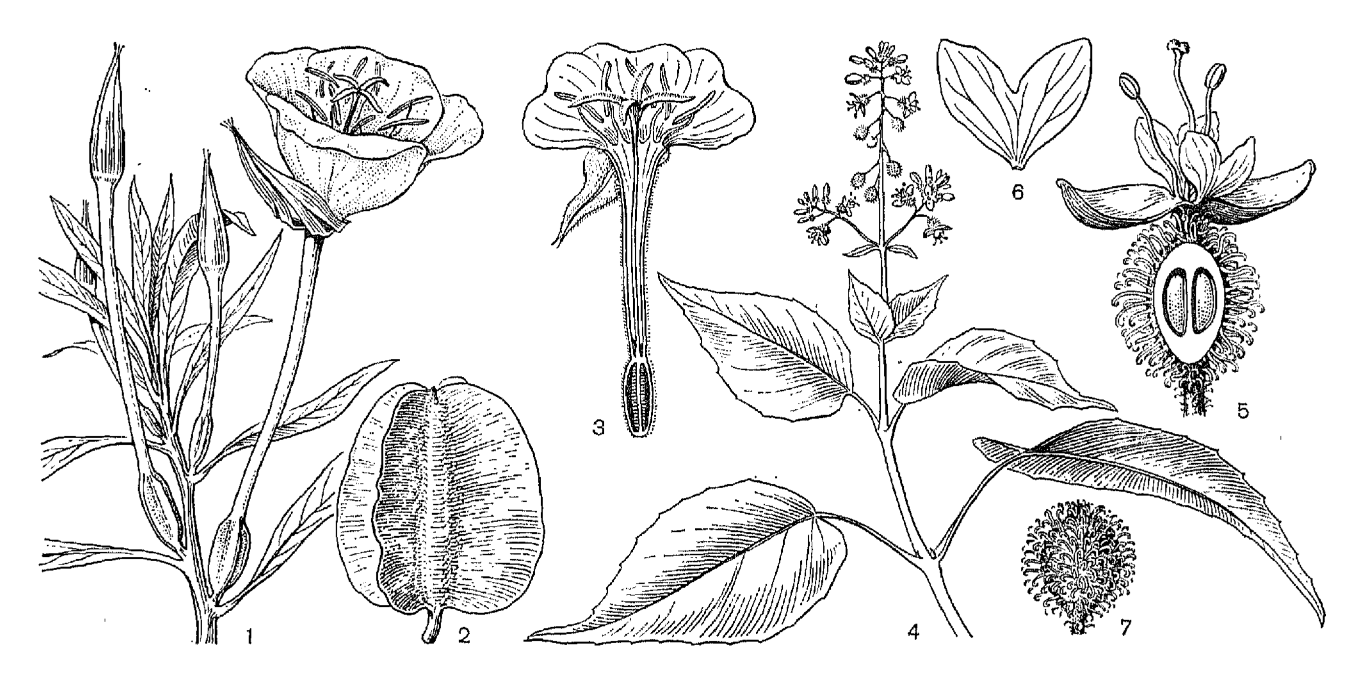



Рис. 115. Кипрейные.

Энотера миссурийская (Oenothera missouriensis): *1* — ветвь с цветком; *2* — плод. Энотера двулетняя (O. biennis): *3* — разрез цветка. Цирцея сердцевидная (Circaea cordata): *4* — верхняя часть растения; *5* — цветок; *6* — лепесток; *7* — плод.

ды в строении и оплодотворении цветков». Основные опылители иван-чая — пчелы, но нередко цветки посещают шмели, бабочки и другие насекомые. Темно-розовые высокие соцветия иван-чая насекомые замечают издали. Растения отличаются большой продолжительностью цветения (1—2 месяца), а цветки — обилием нектара. За время цветения один цветок выделяет от 0,5 до 12 мг (а иногда до 26) нектара. Нектарники расположены между расширенным основанием тычиночных нитей и основанием столбика и представляют собой темно-зеленое кольцо. Они возникают из меристематических клеток верхней части завязи и основания тычиночных нитей. В открытом цветке иван-чая легко заметить 4 ланцетных сиренево окрашенных чашелистика, столько же обратнояйцевидных, слегка суженных в ноготок лепестков, 8 тычинок (у 4 тычинок нити немного длиннее) и 1 пестик. Первыми в цветке созревают розово окрашенные пыльники на сравнительно длинных и тонких нитях. В это время недлинный столбик с нераскрытым рыльцем изогнут книзу. После того как пыльники отпылили, столбик удлиняется почти вдвое, а рыльце раскрывается четырьмя растопыренными лопастями. Пчелы или другие насекомые, обычно вымазавшиеся пыльцой в более молодых цветках, при взятии нектара касаются рыльца, и так происходит перекрестное опыление.

У лопесий (Lopezia, 17 видов, обитающих в Мексике и Северной Америке) цветки зигоморфные с сильно измененными частями в связи с приспособлением к опылению насекомыми. Так, у *лопесии увенчанной* (L. coronata) чашелистики располагаются так, что один направлен вперед, а 3 других назад (см. рис. 114); лепестков тоже 4, но задние у́же двух передних и согнуты коленом, с медовой желёзкой (медовиком) в изгибе. Из двух тычинок только одна плодущая, а вторая лепестковидная, сложенная лодочкой. В ранней стадии открытого цветка пестик не развит и его столбик вместе с одной плодущей тычинкой заключен в стаминодий (лепестковидную тычинку). В более раскрытом цветке тычинки занимают середину цветка. Когда насекомое опускается на такой цветок за нектаром, то оно наталкивается на зрелый пыльник и вымазывается пыльцой. В зрелом цветке столбик занимает место тычинок, и насекомое, которое уже посетило молодой цветок и вымазалось пыльцой, подлетая к цветку, соприкасается с рыльцем и опыляет цветок.

Цветки *энотеры двулетней* (Oenothera biennis), раскрывающиеся только перед заходом солнца, приспособлены к опылению ночными бабочками и пчелиными. Их крупные желтые венчики с длинной трубкой сравнительно хорошо заметны в сумерках. Цветки протандричные. Сначала развиваются тычинки

и стоят в первый вечер с раскрытыми пыльниками. Бабочки, опустив хоботок в трубку венчика, вымазываются пыльцой. Интересные наблюдения над опылением пчелиными энотеры были проведены в различных районах Северной Америки П. Рейвеном с сотрудниками (1963). В пустыне Колорадо 9 видов энотер опыляются 21 видом пчелиных, а в Большом Бассейне 10 видов энотер опыляются 61 видом пчелиных. В Европе большинство видов энотеры — самоопыляющиеся растения. Мелкие цветки цирцей, или двулепестника, опыляются преимущественно мухами. В этом роде 12 видов, распространенных в основном в умеренной зоне. Название рода происходит от имени греческой мифологической волшебницы, упоминаемой Гомером в «Одиссее». Цветки *цирцеи парижской* (C. lutetiana) приманивают маленьких мух. Если мухи уже с пыльцой (принесенной с другого цветка), то при посадке на цветок они обязательно коснутся рыльца. Передними ногами мухи обычно охватывают основания тычинок и подгибают пыльники под свое тело. Таким образом они опять нагружаются пыльцой и улетают с ней на другой цветок. У *кипрея малоцветкового* (Epilobium parviflorum), распространенного в Евразии от Атлантической Европы до Гималаев, цветки небольшие, светло-розовые, почти белые. 4 тычинки этого вида окружают рыльце, и пыльца собственного цветка попадает на него — происходит самоопыление.

Среди орнитофильных растений фуксии, как указывает ряд авторов, принадлежат к одной из самых древних групп. Цветки их относятся к трубчатому типу. Они ярко окрашенные (обычно красные), с окрашенной чашечкой, длинными 8 неравными тычинками, богатые нектаром и пыльцой. Некоторые виды фуксии опыляются ветром и насекомыми. Фуксии обитают в Центральной и Южной Америке (а несколько видов встречаются на островах Новой Зеландии и Таити).

У большинства кипрейных плод — многосемянная вскрывающаяся коробочка, реже ягода (фуксия) или ореховидный (цирцея).

Распространение семян и плодов происходит преимущественно анемохорно и зоохорно. Семена *кипреев* (Epilobium) снабжены длинным хохолком из волосовидных придатков — парашютом. Такие растения-анемохоры имеют некоторое превосходство при захвате свободных территорий. Кипреи, очевидно, способны расселяться как мигрирующие виды и долго сохранять всхожесть в почве. Этим, по-видимому, объясняется тот факт, что большие гари в лесу заселяются иван-чаем. Ветром разносятся коробочки и семена у ряда других кипрейных. У энотер коробочки иногда имеют значительные крылатые ребра, а семена снабжены кожистой оторочкой (см. рис. 115). Семена древесных видов рода хауя представляют собой как бы удлиненное ушкообразное крыло, которое легко может подхватываться ветром. Плоды у цирцей более или менее покрыты прочными крючковидно загнутыми волосками — выростами эпидермальных клеток. Такие плоды приспособлены к пассивному переносу их на поверхности тела животных (эпизоохория). Распространение семян у ягодообразных плодов фуксий производят в основном птицы.

Кипрейные по своей экологии (а также и морфологии и анатомии) преимущественно мезофиты или гигрофиты. Они растут главным образом по берегам рек и ключей, у канав, на пойменных лугах, во влажных лесах, на ключевых болотах, на вырубках и по гарям. Многие виды встречаются в горах от верхнего лесного до альпийского пояса. Так, в альпийском поясе Закавказья и в Иране можно встретить *кипрей холодный* (E. algidum), широко распространен в Евразии арктоальпийский *кипрей альпийский* (E. alpinum), на Памире около горячих ключей растет *кипрей теплолюбивый* (E. thermophilum). Энотеры и *гауры* (Gaura) обитают в прериях и в пустынях Северной Америки. В горных южноамериканских лесах (в Боливии до 3500 м над уровнем моря) произрастают многие виды фуксий. Среди людвигий встречаются виды, приспособленные к водно-болотному образу жизни. Наряду с обычными корнями (положительно геотропичными), погруженными в ил, у них имеются прямостоячие, вальковатые дыхательные корни (отрицательно геотропичные), в которых развита воздухоносная ткань аэренхима. В ее пустотах всегда находится воздух. Это запас кислорода, необходимый для тех частей растения, которые остаются погруженными в воду. Кроме того, растения снабжены еще и плавательными корнями.

Наиболее крупные роды в семействе — кипрей (около 200 видов), энотера (около 120 видов) и фуксия (около 100 видов). Кипрей — космополит, но его виды преимущественно обитают в горах Евразии (80 видов), в Северной Америке (45 видов), значительное число видов распространено в Новой Зеландии. Кипрей — единственный представитель семейства (исключая заносных), встречающийся на материке Австралия. Среди кипреев много гибридов. Энотеры также легко образуют гибриды и служат нередко объектами генетического и цитологического изучения. *Энотера Ламарка* (O. lamarkiana) была привлечена в опытах Х. Де Фриза при исследовании мутаций у растений. Многие виды энотеры занесены

из Америки в Евразию и на другие континенты. В СССР встречаются 11 видов, в том числе энотера двулетняя, занесенная в Европу в 1614 г.; позднее она распространилась как сорное.

Многие кипрейные встречаются в культуре как декоративные. Это прежде всего *кларкии* (Clarkia, 36 видов), растущие в западной части Северной Америки и в Чили. Среди кларкий наиболее известны прекрасные обильно цветущие однолетники *кларкия ноготковая* (C. unguiculata), более известная в садоводстве под названием *кларкии изящной* (C. elegans), и *кларкия прелестная* (C. amoena), обычно называемая *годецией* (Godetia). Оба вида представлены значительным разнообразием форм и сортов. В садоводческой практике также используют *цаушнерию калифорнийскую* (Zauschneria californica). Это низкий полукустарник, большими красными длиннотрубчатыми цветками схожий с фуксиями, но отличающийся от них плодами коробочками. Из рода гауры (18 видов) в садах часто разводят *гауру двулетнюю* (G. biennis).

Особое место среди декоративных кипрейных давно уже занимают фуксии (первые фуксии культивировали в Европе с 1806 г.). Название рода дано в честь выдающегося медика-ботаника XVI столетия Леонарда Фукса. *Фуксия забытая* (F. neglecta), *фуксия магелланская* (F. magellanica), *фуксия щитковидная* (F. corymbiflora) и многие другие послужили основой для создания более чем 2 тыс. сортов, среди которых много махровых.

Некоторые виды фуксий пригодны не только для комнатных культур: их выращивают во влажных почти субтропических районах Советского Союза. В этом отношении представляют интерес небольшие или карликовые фуксии главным образом из Мексики, Чили, Фолклендских островов и Новой Зеландии. Ягоды фуксий съедобные.

В жизни человека кипрейные особой роли не играют, хотя некоторые из них и обладают многочисленными полезными качествами. Иван-чай — один из лучших травянистых медоносов. С 1 га зарослей иван-чая можно получить до 600 кг прекрасного прозрачного меда. Его листья используют в лекарственных целях. Они содержат значительное количество дубильных веществ, витамина С. Иногда листья заваривают как чай — «капорский чай». Корни этого вида съедобны, слегка сладковатого вкуса. Иван-чай — ценное кормовое растение, имеющее высокое содержание каротина, протеина и жира. Особенно представляет интерес как пастбищное растение в горах и на севере Якутии — корм для северных оленей. Хорошими медоносами являются и такие виды кипрея, как *кипрей опушенный* (E. hirsutum). Молодые листья некоторых кипреев употребляют как салат. *Людвигию ползучую* (L. repens) в некоторых областях используют как кормовое, лекарственное, пищевое, а *людвигию болотную* (L. palustris) для окраски ткани в желтый цвет. Энотеру двулетнюю используют не только как декоративное растение (ее разводят в садах из-за ароматичности цветков), но и как пищевое (мясистый корень в первый год жизни можно употреблять в пищу как овощ) и техническое (содержит около 28% масла).

## СЕМЕЙСТВО РОГУЛЬНИКОВЫЕ, ИЛИ ВОДНООРЕХОВЫЕ (TRAPACEAE)

В семейство рогульниковых входит только один современный род *водяной орех* (Trapa), распространенный в Евразии и Африке от умеренной зоны до тропиков. Водяной орех насчитывает около 30 видов. Однако некоторые авторы сводят число видов этого рода до одного полиморфного вида, в то время как В. Н. Васильев, напротив, доводит их число до 200. Это семейство стоит ближе всего к семейству кипрейных, особенно к роду *людвигия* (Ludwigia).

Латинское название trapa произошло от слова calcitrappa — рогатка. «Рога» водяного ореха отдаленно напоминают рогатку, употреблявшуюся древними римлянами против конницы.

Водяной орех имеет очень обширный географический ареал, но распространен отдельными островами. Современная северная граница отдельных изолированных зарослей водяного ореха проходит около 54—57° с. ш.

Водяной орех — травянистое однолетнее растение, хотя, по некоторым сведениям, может быть и многолетним (Флеров, 1925). Гибкий, плавающий в воде стебель прикреплен ко дну, как якорем, прошлогодним орехом, а также нитевидными буроватыми корнями (рис. 116). При подъеме уровня воды водяной орех может отрываться от грунта и превращаться в растение свободно плавающее. Плавая по мелководью и достигая подходящей глубины, он снова заякоривается и укореняется. Для водяного ореха, как и для многих других водяных растений, характерна гетерофиллия, или разнолистность. Прежде всего на стебле появляются нитевидные, рано опадающие листья. Позже по обе стороны листовых подушек вырастают длинные, рассеченные на волосовидные доли фотосинтезирующие органы. На водной поверхности водяной орех развивает одну или несколько розеток ромбических, зазубренных листьев, несколько напоминающих по форме листья березы. Листья расположены мо-

заично благодаря разной длине черешков. В верхней части черешков имеются так называемые «плавательные пузыри» — вздутия, заполненные воздухоносной тканью (аэренхимой). Цветки одиночные, в пазухах листьев, 4-членные, с белыми, изредка розоватыми (у африканских видов) прозрачными лепестками, до 8—10 мм в диаметре. Верхние доли чашечки одревесневают и превращаются при плодах в легко отламывающиеся колючки или шипы. Плод односемянный, костянкообразный, с каменистым эндокарпием, который и является твердой оболочкой ореха с 4 или 2 рогами — выростами эндокарпия. Семена без эндосперма, зародыш с неравными семядолями: одна большая и мясистая, а другая в виде чешуйки. При прорастании семени большая остается в плоде, а маленькая выходит наружу вместе с зародышевым корешком и стеблем. Зародышевый корешок водяного ореха, в отличие от корня всех прочих растений, начинает расти не вниз, а вверх и лишь после появления стебля изгибается дугой и прикрепляется к грунту. Для прорастания семян водяного ореха нужен период покоя 4—6 месяцев, а после этого достаточно высокая температура воды (не ниже +10, +12 °С).

Механизм опыления цветков, которые раскрываются утром и только на несколько часов, не совсем ясен. Согласно большинству наблюдений у водяного ореха преобладает самоопыление, причем иногда цветки его даже не раскрываются. В то же время в литературе встречаются отдельные указания на возможность опыления цветков водяного ореха какими-то насекомыми, в частности перепончатокрылыми (шмели, осы, пчелы), в изобилии летающими над ним рано утром. Зато зрелые плоды его могут сохраняться в иле, не теряя всхожести, до 10 лет, а по Гамсу (1925) даже до 45—50 лет.

Водяной орех был известен человеку с глубокой древности из-за своих съедобных вкусных орехов, ядро которых содержит до 50% крахмала.

Фракийцы умели изготовлять из него хлеб. В средние века его широко употребляли в пищу в Южной Франции, Италии, Хорватии и в других европейских и восточных странах. С давних пор и до наших дней его собирают и даже культивируют в Китае, Японии и особенно в Индии, где он не раз спасал население от голода. В большом количестве собирают чилим и в Центральной Африке, где есть даже озеро Ньяса, что означает «жилище водяного ореха». Собирают водяной орех с лодки, получая до 600 кг чистого ядра с 1 га. Его едят в печеном и вареном виде, причем по вкусу он напоминает вареные каштаны, откуда и про-

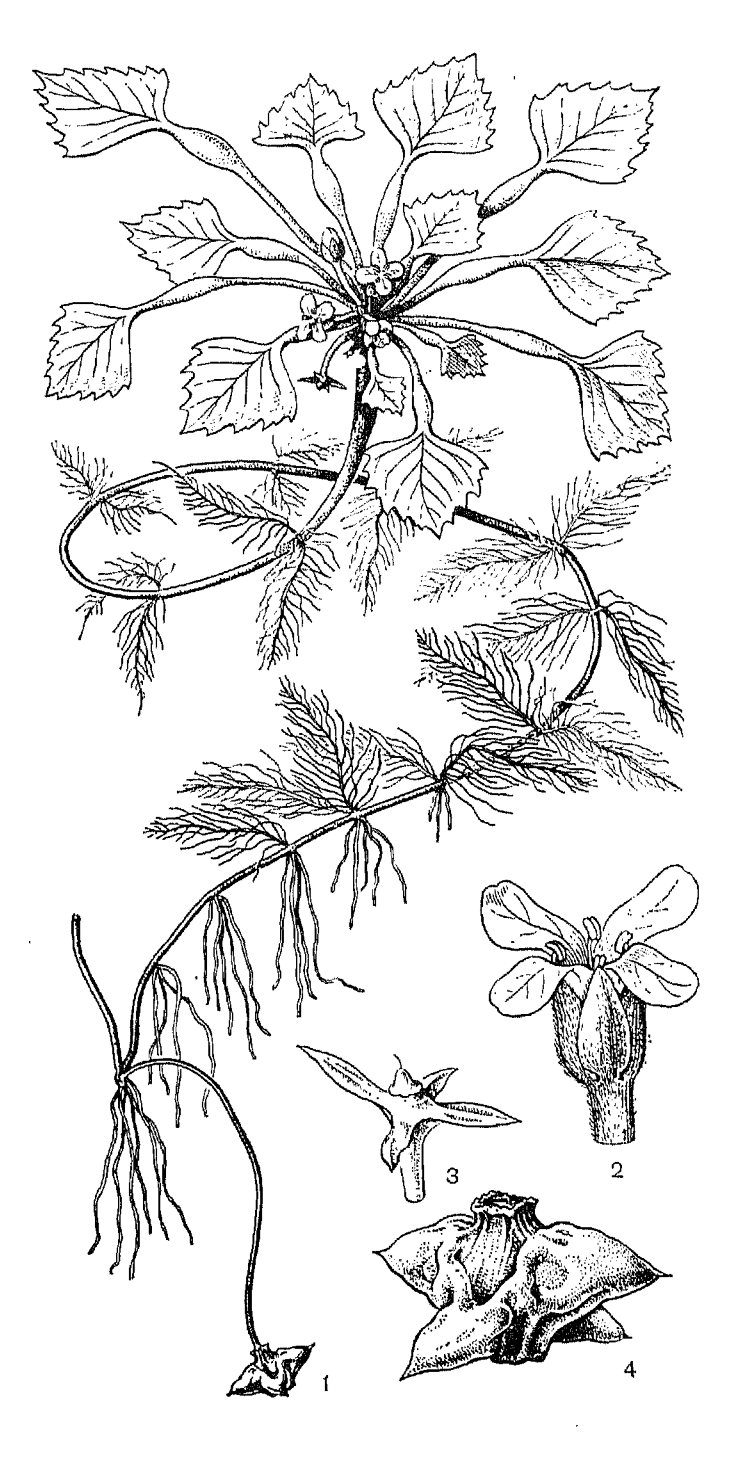



Рис. 116. Водяной орех плавающий (Trapa natans):
*1* — общий вид растения; *2* — цветок; *3* — начало образования плода; *4* — плод.

изошло одно из его названий — водяной каштан. Просушенное и измельченное ядро может идти на крупу (типа манной) и на муку, из которой с добавлением пшеничной получают неплохой хлеб.

Водяные орехи — не только пищевой продукт. Это также ценное лекарственное и красильное сырье. Древние народы употребляли их орехи от различных заболеваний, для украшения одежды и как талисманы.

В нашей стране во многих местах (Белоруссия, центр Русской равнины, Башкирия) проводят опыты по разведению водяного ореха.

## СЕМЕЙСТВО СЛАНОЯГОДНИКОВЫЕ (HALORAGACEAE)

Семейство сланоягодниковых включает 6 родов и около 130 видов, распространенных по всему земному шару, но в основном в южном полушарии. В СССР представлен единственный род семейства *уруть* (Myriophyllum).

Сланоягодниковые — водные, болотные, иногда наземные травы, отдельные представители которых приближаются к полукустарничкам. Листья очередные, супротивные или мутовчатые, разной формы и размеров. Цветки мелкие, анемофильные, собранные в верхушечные соцветия или сидячие в пазухах листьев, однополые или реже обоеполые, как правило, 4-членные, иногда 2- или 3-членные. Лепестки часто значительно крупнее чашелистиков, обычно опадающие, иногда отсутствуют. Тычинок обычно 8 в 2 кругах, реже тычинок 4 или 3, обычно с короткими нитями и относительно крупными пыльниками. Гинецей из 4, 3 или 2 плодолистиков, со свободными столбиками; завязь нижняя, 2—4-гнездная, с 1 висячим семязачатком в каждом гнезде. Плоды мелкие, ореховидные или костянковидные.

Наиболее крупный род семейства — *сланоягодник* (Haloragis) — включает около 75 видов, произрастающих в Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии (на севере до острова Хоккайдо), в умеренных областях Северной и Южной Америки, в Австралии и Тасмании, Новой Зеландии, на островах Тихого океана, а 1 вид встречается на Мадагаскаре. Большинство видов произрастают в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. У некоторых видов сланоягодник древеснеют основания побегов, что сближает их с полукустарничками. Такая же особенность отмечена и у видов *лауренбергии* (Laurenbergia) — тропических трав южного полушария. Переходной ступенью к водным представителям семейства можно считать *мезиеллу* (Meziella) — мелкое травянистое растение Австралии. К настоящим водным растениям относятся уруть — род, включающий около 40 видов, и два мелких рода (1—4 вида) — *прозерпинака* (Proserpinaca) из Северной Америки и *лаудония* (Loudonia) из Австралии.

Название Myriophyllum происходит от двух слов: miros — бесчисленный и phyllum — листок. И действительно, длинные (до 1,5 м ) стебли урути с глубоко рассеченными на нитевидные доли листьями (диаметр 220—380 мкм), собранные в мутовки, образуют в воде густое кружево подводных зарослей. С первого взгляда уруть похожа на *роголистник* (Ceratophyllum), но при более внимательном рассмотрении видно, что перистые листья урути хорошо отличаются от вильчато разветвленных и более ломких листьев роголистника. Мелкие розоватые или беловатые цветки урути собраны в редкий колос, возвышающийся над водой. Интересно, что в одном колосе могут быть цветки трех типов: обоеполые, мужские и женские. Опыляются цветки урути ветром, хотя отмечены и случаи энтомофилии. Ветроопылению способствуют тонкие нити пыльников, приходящие в движение от малейшего ветерка. Самоопыление встречается как исключение. Иногда бывают заросли урути и с полностью стерильными цветками. Плоды созревают в середине сентября, а еще через месяц начинают опадать, что растягивается на несколько месяцев. Вегетативное размножение осуществляется турионами (зимующими почками), а также любым отрезком побега. Между половым и вегетативным размножением существует явная корреляция — чем слабее развито плодоношение, тем интенсивнее образуются турионы.

Виды урути живут в стоячих или медленно текучих пресных водах и, как исключение, на морских побережьях. Из пяти видов урути, встречающихся в СССР, наиболее широко распространена и наиболее обильна *уруть колосистая* (M. spicatum, см. рис. 236, с. 448). Заросли ее приурочены обычно к глубинам от 0,3 до 2 м, к илистым грунтам и к водам, богатым кальцием. При высоком содержании в воде кальция листья урути часто покрываются известковой корочкой. Уруть колосистая очень чувствительна к температуре воды и менее — к освещенности.

Подводные луга из урути играют очень важную роль в жизни водоема. В ее зарослях отмечаются большие скопления мелких беспозвоночных животных, которые являются пищей для многих обитателей водоема. Сама же уруть служит кормом для растительноядных рыб и птиц (семена), а также субстратом для метания икры рыбами и убежищем для всего животного населения водоема, особенно для мальков рыб.

## СЕМЕЙСТВО РИЗОФОРОВЫЕ (RHIZOPHORACEAE)

Слово «ризофоровые» невольно напоминает о мангрове. Действительно, из всего семейства, охватывающего около 170 видов, относящихся к 17 родам, наиболее известны и изучены представители 4 родов: *ризофора* (Rhizophora), *бругиера* (Bruguiera), *цериопс* (Ceriops) и *канделия* (Kandelia), образующие основную массу мангровых зарослей. Мангровы окаймляют побережья тропических морей в зоне приливов и отливов, в бухтах, в эстуариях рек, где происходит отложение ила и песка. Неудивительно, что необычные деревья-амфибии, регулярно затопляемые соленой морской водой, всегда привлекали внимание исследователей.

Ризофоровые, как правило, небольшие деревья или кустарники. Некоторые из них достигают в высоту 30—40 м, например *бругиера голокорневая* (B. gymnorhiza, рис. 117, табл. 33), *пеллакаликс Лобба* (Pellacalyx lobbii). Многие виды имеют тенденцию к образованию придаточных корней в нижней части ствола, иногда образуются досковидные корни, придающие устойчивость высоким деревьям. Кора стволов, ветвей и придаточных корней снабжена чечевичками, межклеточные пространства которых связаны с межклетниками внутренних тканей, и через них, как и через устьица, осуществляется газообмен.

Ветви в узлах у ризофоровых обычно вздуты, у *кроссостилиса* (Crossostylis), *гинотрохеса* (Gynotroches) и пеллакаликса — внутри полые. Листья простые, цельные, нередко кожистые, большей частью супротивные, с перистым жилкованием. У видов *анизофиллеи* (Anysophyllea) и других близких к ней родов листья очередные, нередко с дугонервным жилкованием, без прилистников, иногда чередующиеся с более мелкими чешуевидными листьями.

Для ризофоровых характерен моноподиальный тип ветвления. Межчерешковые крупные прилистники защищают верхушечную точку роста и опадают при разворачивании новой пары листьев, которые нередко появляются вместе с заложенными в их пазухах бутонами и боковыми побегами. Многие ризофоровые имеют тенденцию к непрерывному росту, и годичных колец в их древесине нет. Анатомическое строение древесины у видов, обитающих на суше, значительно отличается от древесины мангровых.

Цветки ризофоровых преимущественно в небольших верхоцветных соцветиях (табл. 33), иногда одиночные в пазухах листьев, актиноморфные, 4—5-членные, обычно обоеполые. Иногда встречаются виды с однополыми цветками или даже двудомные растения (анизофиллея). Цветоложе часто бокаловидное или блюдцевидное, вокруг гинецея с кольцевидным диском, который снабжен желёзками, выделяющими нектар. Чашечка неопадающая, из 3—16 мясистых или кожистых створчатых долей, сросшихся у основания. Лепестки свободные, в числе, равном чашелистикам, края их нередко изрезанные, бахромчатые или рассечённые; лепестки неяркие, чаще белые, желтоватые или коричневатые. Тычинок обычно в 2 (иногда в 3—4) раза больше, чем лепестков, расположены они по краю околопестичного диска, обычно в один круг. Завязь, как правило, нижняя, реже полунижняя, у видов гинотрохеса и *кассипуреи* (Cassipourea) верхняя, образована 2 или 4, редко 6 плодолистиками, с гнездами соответственно их числу; иногда завязь одногнездная в результате деградации перегородок (у видов канделии). Каждое гнездо содержит 2—4 семязачатка, прикрепленных в центре завязи. Столбик обычно простой, рыльце разделено на 2 или 4 лопасти в зависимости от числа плодолистиков. У видов анизофиллеи и близких к ней родов плодолистики срастаются только в нижней части, образуя 3—4 столбика с простыми рыльцами.

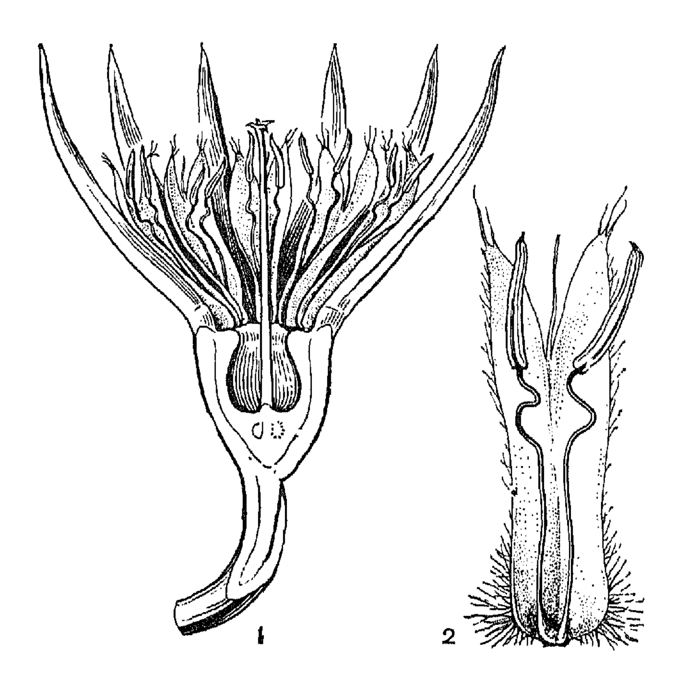


Рис. 117. Бругиера голокорневая (Bruguiera gymnorhiza):
1 — цветок в разрезе; 2 — развернувшийся лепесток, освободивший тычинки.

Цветение и опыление лесных видов ризофоровых мало изучено, известны лишь наблюдения над мангровыми видами. Исследования П. Б. Томлинсона, Р. Б. Примака и Дж. С. Банта (1979) показали, что цветки мангровых ризофоровых протандричны и опы-

ляются преимущественно ветром, хотя их посещают и насекомые. Пыльники открываются еще в бутоне, но самоопыления не происходит, так как рыльце созревает лишь на второй день. У видов бругиеры и цериопса существует особый механизм выстреливания пыльников, который подробно наблюдал на Яве немецкий ботаник Карл Германн в 1911 г. Он нашел, что обильно выделяющие нектар неяркие цветки бругиеры активно посещают птицы-нектарницы и многочисленные насекомые, в том числе бабочки из семейства бражников (Sphingidae), имеющие длинный хоботок. В только что раскрытом цветке сложенные продольно лепестки держат в плену тычинки, нити которых пружинообразно извиты. Края лепестков покрыты щетинистыми жесткими волосками, образующими особенно густую зону в самом основании лепестка. Прикосновение к этой зоне вызывает мгновенное разворачивание лепестков, тычиночные нити распрямляются, пыльники вскрываются обычно продольной щелью, выстреливая облачко пыльцы. Опустошенные пыльники вскоре опадают вместе с лепестками, и тогда начинает функционировать рыльце, выделяющее каплю сахаристого нектара.

Плоды ризофоровых всегда несут чашелистики. Преобладает плод-ягода, обычно не очень сочная, или коробочка, раскрывающаяся простой трещиной. У многих представителей плоды односемянные. Анизофиллея имеет костянковидные плоды, у мангровых ризофоровых — жесткие деревянистые односемянные плоды.

Семена у большинства ризофоровых с эндоспермом. Зародыш, содержащий хлорофилл, прямой, обычно с 2 семядолями, у некоторых видов бругиеры 3 или 4 семядоли. Семена видов кроссостилис и кассипурея имеют ариллус. Семена *макаризии* (Macarisia) снабжены крыловидным выростом.

Наземные ризофоровые в своем большинстве являются элементом подлеска и нижних ярусов влажного тропического леса. Лишь немногие достигают его полога: пеллакаликс Лобба, *гинотрохес пазушный* (Gynotroches axillaris) и *караллия раскидистая* (Carallia brachiata). Более светолюбивые виды являются пионерами при зарастании вырубок, встречаясь массово во вторичных формациях. Сплошные заросли образует на низинных торфяных болотах островов Сулавеси и Калимантан *комбретокарпус округлый* (Combretocarpus rotundatus).

Большинство ризофоровых приурочено к постоянно влажному климату, лишь немногие входят в состав муссонных лесов и формаций типа саванн. На склонах гор ризофоровые сравнительно редко переходят границу тропической зоны, т. е. 1000 м над уровнем моря. Рекорд высотного распространения принадлежит роду гинотрохес, который встречается в Юго-Восточной Азии, в том числе на островах Малайского архипелага, от низинных болотистых лесов до 2250 м на склонах гор.

Представители ризофоровых, обитающие в мангровах, являются обычно главным ее компонентом, определяющим облик этих зарослей. Мангровы обычно состоят из вечнозеленых деревьев высотой 10—15 м. Наиболее высокоствольные виды (до 27—30 м) встречаются в мангровах восточного полушария: бругиера голокорневая, *б. шестиугольная* (B. sexangula) и *ризофора остроконечная* (R. mucronata). Виды бругиеры образуют на более сухих, внутренних участках мангров исключительно густые прямоствольные стояния, под пологом которых постоянно царит полумрак. Виды ризофоры, как правило, пионерные, растущие с мористой сторон мангровы и принимающие на себя шквалы ветра и удары волн. Во время прилива морская вода затопляет их нередко до самых крон, а отлив обнажает стволы и густое сплетение корней. Ризофоровые, обитающие в мангровах, обладают способностью образовывать придаточные опорные, так называемые ходульные корни на нижней части ствола. У ризофоры такие корни появляются и на нижних ветвях, достигая почвы; они обычно ветвятся и придают деревьям устойчивость против штормов. Корневая система мангровых ризофоровых неглубокая, распростертая в верхних слоях грунта. У бругиеры радиально отходящие от основания ствола горизонтальные корни образуют высокие вертикальные узловатые и корявые коленчатые выросты, торчащие из грунта. Нижняя их часть, погруженная в почву, несет многочисленные питающие корни, верхняя с годами нарастает в высоту и покрыта пробкообразной коркой, через поры которой происходит снабжение кислородом тканей корневой системы.

Во время отлива грунт значительно подсыхает и содержание соли в нем возрастает в несколько раз. Деревья мангров обладают удивительной способностью выносить большие колебания концентрации солей (главным образом поваренной соли) в почве. Корни их обеспечивают всасывание опресненной воды путем ультрафильтрации, как показали исследования П. Ф. Сколандера, проведенные в 1968 г. Жидкость, поступающая в сосуды древесины мангровых, содержит всего около 0,03% соли. И все же соль накапливается в тканях, особенно сильно в старых листьях за счет длительной транспирации.

В необычных экологических условиях обитания сложилось особое свойство мангровых ризофоровых — живорождение, вивипария, т. е. прорастание семени в плоде, находящемся

на материнском растении (рис. 118). Крупный вытянутый зародыш развивается непрерывно, без периода покоя и через 11—13 недель после оплодотворения пробивает стенку плода и продолжает энергично расти. Зеленые веретеновидные проростки в изобилии висят на ветвях деревьев, у ризофоры остроконечной они достигают в длину 1 м.

Интересное исследование строения и условий питания зародыша ризофоровых опубликовала в 1940 г. А. Кипп-Голлер. Семядоли, сросшиеся в единое тело, окружающее точку роста, тесно срастаются с внутренним интегументом, образуя плацентарный орган, через который осуществляется питание растущего зародыша. Здесь на пути через ткани интегумента и семядолей происходит очень важный процесс опреснения воды и снижения осмотического давления растворов с перепадом на 1300—1700 кПа. Благодаря этому процессу дерево, растущее на засоленном грунте и накапливающее в своих тканях поваренную соль, обеспечивает развивающиеся на нем проростки почти пресной водой. Проростки остаются на дереве 30—39 недель, иногда целый год, затем падают под влиянием силы тяжести, втыкаясь почти вертикально в мягкий ил. На более плотном грунте опавшие проростки остаются лежать на поверхности и укореняются лежа, постепенно поднимаясь. Нередко при этом часть их подвергается высушиванию на солнце. В эксперименте, проведенном в 1954 г. К. Д. Ла Рю и Т. Дж. Мьюзиком, проростки *ризофоры мангле* (R. mangle, рис. 118), лежавшие 68 дней на лабораторном столе и потерявшие одну треть массы, в течение двух дней восстановили потерю воды при посадке во влажный песок и через две недели укоренились. В такой же срок произошло укоренение проростков ризофоры мангле в ботаническом саду Ботанического института АН СССР в Ленинграде, когда были посажены в ил проростки, находившиеся 52 дня в гербарии.

Унесенные морской волной, проростки ризофоровых могут совершать длительные (до года) морские путешествия, сохраняя при этом жизнеспособность. Это является основным фактором, обеспечивающим широкое распространение ризофоровых на тропических морских побережьях. Местами они переходят линию тропиков, где теплые течения и климат благоприятствуют развитию мангровы. Наиболее северные точки распространения мангров — около 32° с. ш. во Флориде и на Бермудских островах, в Красном море (залив Акаба) и на юге Японии. В южном полушарии мангровы отходят еще дальше от экватора. На восточном побережье Африки они достигают окрестностей Дурбана (33° ю. ш.), а в Восточной Австралии — 38° ю. ш. Наименьшую протяженность ареал мангровы имеет на Тихоокеанском побережье Америки, от Нижней Калифорнии до 3°48′ ю. ш. в Южной Америке, где ее распространение ограничивает холодное течение Гумбольдта. В Атлантическом океане мангровы достигают 28°20′ на юге Бразилии, на побережье Африки они приурочены главным образом к эстуариям крупных рек, и распространение их к югу останавливает около 9° ю. ш. сухой, почти пустынный климат юга континента.

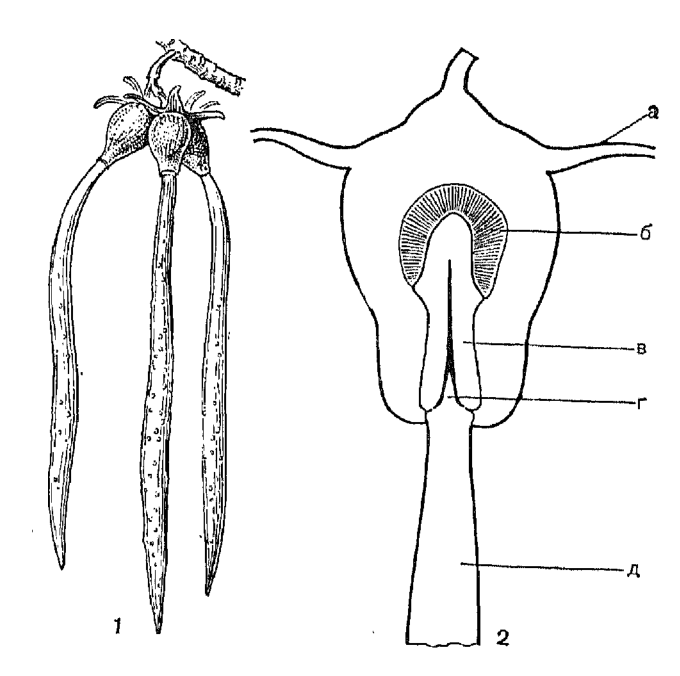


Рис. 118. Ризофора мангле (Rhizophora mangle):
*1* — плоды с проростками на ветке; *2* — схема продольного разреза проросшего плода (*а* — чашелистик, *б* — ткань интегумента, *в* — семядольное тело, *г* — плюмула проростка, *д* — гипокотиль проростка).

Экономическое значение ризофоровых невелико. Древесина некоторых видов, главным образом мангровых, служит топливом, используется в строительстве, в основном для свай в подводных и подземных сооружениях. Кора мангровых ризофоровых, содержащая до 40% дубильных веществ, находит применение в кожевенном производстве и для получения красителей. *Пога масляниста*я (Poga oleosa) из тропических лесов Западной Африки содержит в семенах около 60% пищевого масла, используемого местным населением.

## СЕМЕЙСТВО ЛЕЦИТИСОВЫЕ (LECYTHIDACEAE)

Семейство лецитисовых охватывает 24 рода и около 450 видов, распространенных в тропиках обоих полушарий.

Среди лецитисовых нередки мощные, 30—40-метровые деревья, входящие в верхний ярус

Рис. 119. Лецитисовые.

Наполеона остроконечная (Napoleona cuspidata): *1* — ветвь с цветками; *2* — продольный разрез цветка. Курупита гвианская (Couroupita guineensis): *3* — продольный разрез цветка.

влажных тропических лесов. Иногда их колонновидные стволы диаметром около метра снабжены у земли опорными досковидными корнями и несут ветви лишь на высоте 15—18 м. Таких гигантов особенно много среди видов рода *лецитис* (Lecythis) и *эшвейлера* (Eschweilera) из тропических лесов Южной Америки. Немало в семействе и низкорослых деревьев из нижних ярусов леса высотой всего 2—5 м. Лишь совсем немногие виды представлены невысокими кустарниками. В Бразилии, в штате Мату-Гросу встречается кустарник *эшвейлера карликовая* (E. nana) высотой всего 30—40 см.

Для лецитисовых характерны очередные цельные листья, сконцентрированные на концах ветвей. У некоторых видов *густавии* (Gustavia) длина листьев больше 80 см. Как у многих тропических деревьев, молодые листья лецитисовых имеют розоватую окраску и нежную, повисающую пластинку.

Цветки лецитисовых обычно крупные, диаметром до 5—20 см, яркие и душистые, расположены одиночно в пазухах листьев или в боковых соцветиях. У некоторых видов *баррингтонии* (Barringtonia), *курупиты* (Couroupita) и других представителей семейства наблюдается явление каулифлории.

Околоцветник в нижней части образует трубку, полностью приросшую к завязи. Чашечка обычно 4—6-лопастная, редко из 2—3 долей, иногда доли чашечки полностью срастаются и рвутся при раскрывании цветка на 2—5 неправильных частей, такая чашечка у некоторых видов баррингтонии. Лепестки обычно крупные, мясистые, белые, кремовые, розовые или красные, тоже, как правило, в числе 4—6; у некоторых лецитисовых цветки лишены лепестков. Число тычинок колеблется: у *куратари продолговатолистной* (Couratari oblongifolia) их всего 10, а у *лецитиса Пуато* (Lecythis poiteau) и некоторых видов *густавии* (Gustavia) больше тысячи. Тычинки располагаются в нескольких кругах, число которых варьирует от 3 до 8 и является систематическим признаком, как и все строение андроцея. Тычиночные нити у лецитисовых срастаются в основании в трубчатый или чашевидный андрофор. Наружный или внутренний круг может быть образован стерильными тычинками—стаминодиями. У видов африканского рода *наполеона* (Napoleona) актиноморфные цветки лишены лепестков, а три наружных круга тычинок полностью стерильны и образуют ярко окрашенную венчиковидную структуру (рис. 119). В наружном круге сросшиеся стаминодии напоминают лучевидно плиссированный воротник, второй круг — из более или менее свободных линейных стерильных тычинок и третий состоит из 20—60 закрученных внутрь стаминодиев, имеющих у основания шпорцевидные выросты. Только четвертый, внутренний круг содержит фертильные тычинки, чередующиеся со стаминодиями.

У южноамериканских лецитисовых прослеживается переход от актиноморфных цветков густавии и *гриаса* (Grias) к зигоморфному строению андрофора в цветках лецитиса, курупиты и других родов. Наружное кольцо их сросшихся тычинок имеет с одной стороны вытянутый лентовидный вырост, придаток, нередко сложно спирально закрученный или в виде капюшона нависающий над центром цветка (см. рис. 119). Придаток может нести стаминодии, выделяющие нектар, или фертильные пыльники. Он обычно ярко окрашен; строение его чрезвычайно разнообразно.

Для лецитисовых характерно наличие в цветке нектарного диска, выпуклым валиком окаймляющего столбик завязи. Гинецей из 2—6 плодолистиков, завязь преимущественно нижняя, соответственно числу плодолистиков 2—6-гнездная. Семязачатки анатропные, обычно многочисленные, редко по 4—2 или по одному в гнезде, расположены вертикально, в центральном углу гнезда. Столбик простой, с головчатым или лопастным рыльцем.

По наблюдениям американских биологов С. А. Мори, Г. Т. Пранса и А. Б. Болтена (1978), проведенным в лесах Южной

Америки, для лецитисовых I и II яруса дождевого леса характерно массовое кратковременное цветение, а для деревьев подлеска — растянутое до 5—6 месяцев. Обычно раскрывается одновременно по одному цветку в соцветии, каждый цветок функционирует чаще всего в течение одного светового дня, вечером лепестки и андроцей уже опадают.

Для лецитисовых характерно перекрестное опыление насекомыми, преимущественно пчелами. На цветках *густавии великолепной* (Gustavia superba) было найдено 11 видов из 5 различных родов насекомых. Лецитисовые, имеющие цветок с асимметричным андрофором, более специализированы в отношении опылителей. Их опыляют крупные пчелы из рода ксилокопа (Xylocopa), африканская раса медоносной пчелы (Apis mellifera) и шмели (Bombidae), посещающие цветки с рассвета до 11 ч утра. Днем выделение нектара прекращается, пыльники вянут. Пчелы садятся на придаток андрофора и залезают под него, поворачиваясь вниз спинкой, которая при этом трется о фертильные тычинки и уносит с них пыльцу. В окрестностях Манауса в Бразилии Прансом были найдены на цветках лецитиса, эшвейлеры и *голопиксидиума* (Holopyxidium) жуки Cyclocephala verticalis из семейства пластинчатоусых (Scarabaeidae), которые опыляют также цветки виктории амазонской и других нимфейных.

Некоторые лецитисовые, например баррингтония, *хиденантус* (Chydenanthus), цветут ночью и опыляются птицами-нектарницами и летучими мышами. Лецитис Пуато, растущий в лесах долины Амазонки, раскрывает свои цветки в сумерки. Всю ночь дерево гудит и сотрясается от сотен летучих мышей, привлекаемых обильным нектаром. Пик посещения цветков — с 7 до 9 вечера, в 3 ч ночи начинается опадание лепестков и андрофоров. За ночь с дерева опадает около пятисот цветков. Лакомятся нектаром лецитисовых обезьяны и опоссумы, очевидно, не участвующие в опылении, так же как и попугаи, поедающие в огромном количестве сочные андрофоры цветков.

Плоды лецитисовых созревают долго: так, у *бертоллетии высокой* (Bertholletia excelsa) в течение 13—15 месяцев, у *лецитиса обыкновенного* (Lecythis usittata) — 18—22 месяца. Строение и форма плодов у лецитисовых разнообразны: встречаются костянковидные, ягодообразные плоды или коробочки. Для южноамериканских представителей семейства характерен плод-крыночка, т. е. деревянистая коробочка, открывающаяся крышечкой по внутреннему краю околопестичного диска, который хорошо заметен на плоде в виде выпуклого валика (рис. 120). Крыночка имеет обычно

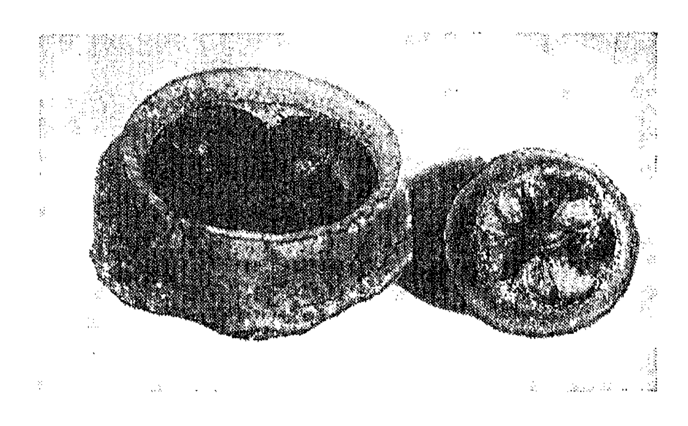


Рис. 120. Плод лецитиса эллиптического (Lecythis elliptica).

Рис. 121. Сеянец баррингтонии азиатской (Barringtonia asiatica).

округлую или овальную, а иногда более или менее вытянутую форму. Круглые плоды лецитиса называют в Бразилии и Гвиане «обезьяньим горшком», так как ими пользовались для ловли обезьян, закладывая в пустую оболочку плода приманку.

По мере созревания плодов перегородки завязи, как правило, разрушаются и остается лишь центральная колонка, несущая семена. У видов *аллантомы* (Allantoma) и *кариниана* (Cariniana) колонка прирастает к крышечке и отделяется вместе с ней, вынося семена из плода. У видов лецитиса крышечка отделяется тоже вместе с колонкой, а семена остаются в плоде и выпадают на землю позже, с разлагающимся слизистым, почти жидким мезокарпом.

Наиболее крупные плоды, диаметром до 20 см, имеют некоторые виды курупиты. *Курупита гвианская* (Couroupita guineensis), или «пушечное дерево», несет на стволе большое количество тяжелых плодов, постукивающих на ветру.

Крупные односемянные плоды характерны для видов баррингтонии, обитающих главным образом по берегам рек и морей и связанных с водой в распространении плодов. Мезокарпий у них представляет легкую губчатую ткань, пронизанную волокнами, благодаря чему плоды обладают хорошей плавучестью. Четырех- или пятигранные плоды *баррингтонии азиатской* (B. asiatica) часто находят на пляжах в морских выбросах, где они и прорастают.

Семена лецитисовых крупные, лишены эндосперма и полностью заняты зародышем. У баррингтонии зародыш не дифференцирован, как обычно, на гипокотиль и семядоли. Он состоит из крупного осевого органа, несущего в верхушечной части спирально расположенные чешуи. При прорастании сеянец развивает ряд чешуевидных мелких листьев, катафиллов, затем появляется несколько листьев с развитой пластинкой, и снова следует серия катафиллов (рис. 121). Подобное строение зародыша имеют семена *карейи* (Careya). У бертоллетии зародыш имеет две рудиментарные семядоли.

Как у многих тропических растений, семена лецитисовых быстро теряют всхожесть, однако в ботаническом саду АН СССР в Ленинграде удалось получить хорошие всходы густавии великолепной на 21-й день после посева, произведенного 25 дней спустя после сбора плодов. Семена бертоллетии, имеющие твердую оболочку, всходят обычно через 2—3 месяца после посева.

Современное распространение лецитисовых ограничено 30° ю. ш. и 35° с. ш. Лецитисовые произрастают главным образом на небольших высотах над уровнем моря, лишь немногие виды встречаются в горах. Так, *баррингтония остроконечная* (B. apiculata) поднимается до 1000—1500 м на Новой Гвинее в светлых горных лесах. Баррингтония азиатская и *баррингтония кистевидная* (B. racemosa) образуют леса на побережьях Индийского и западной части Тихого океана и имеют широкое распространение благодаря плавающим плодам.

В южноамериканских дождевых лесах лецитисовые занимают второе место после бобовых по частоте встречаемости и нередко образуют чистые насаждения. Естественные насаждения бертоллетии высокой, распространенной в лесах Гвианы и Бразилии от устья Амазонки до среднего течения Риу-Негру, эксплуатируют с целью сбора плодов. Плоды бертоллетии заключают 15—25 трехгранных крупных семян, содержащих до 75% пищевого масла. Семена известны под названием «бразильского ореха», высоко ценятся и используются в кондитерской промышленности. Плантации бертоллетии в Бразилии, Индии, Индонезии и на Филиппинских островах сравнительно невелики и не имеют большого экономического значения. Пищевое и техническое масло, используемое в мыловарении, получают также из семян некоторых видов лецитиса. Древесина многих, особенно высокоствольных видов ценится как строительный материал.

## ПОРЯДОК РУТОВЫЕ (RUTALES)

### СЕМЕЙСТВО РУТОВЫЕ (RUTACEAE)

Семейство включает 150 родов и около 900 видов и широко распространено в тропических, субтропических и отчасти в тепло-умеренных областях обоих полушарий. Большинство представителей семейства населяет Южную Африку и засушливые районы Австралии.

Рутовые — преимущественно вечнозеленые деревья или кустарники, иногда лианы, очень редко многолетние (*рута* — Ruta, *ясенец* — Dictamnus, табл. 34, *гаплофиллум*, или *цельнолистник* — Haplophyllum) и однолетние травы. Листья у них очередные, реже супротивные, редко мутовчатые, перисто- или тройчатосложные или простые, цельные или раздельные, без прилистников. У представителей рода *цитрус* (Citrus) листья простые, цельные, но пластинка листа имеет сочленение с черешком, а это служит доказательством того, что

их простой лист является производным сложного листа, редуцированного до одного листочка. Черешок у растений этого рода часто крылатый. По размерам листья варьируют от мелких, эрикоидных до средней величины, но иногда они очень крупные, длиной до 2,5 м, пучковидно, как у пальм, расположенные на верхушке ствола.

Характерной особенностью рутовых является наличие в листьях многочисленных, мелких, просвечивающих в виде точек желёзок — лизигенных или многоклеточных вместилищ, в которых образуются эфирные масла, обусловливающие специфический, часто сильный аромат растений. У многих рутовых желёзки имеются также в коре и плодах. А у ясенца они покрывают все растение, причем столь обильно, что в жаркую безветренную погоду воздух вокруг него загорается от зажженной спички.

У многих представителей подсемейства цитрусовых (Citroideae) в пазухе листьев имеется большей частью одна крупная крепкая колючка, представляющая собой метаморфизированные листья пазушного побега. Колючки или шипы у других рутовых могут быть на стволах и ветвях. Некоторые из этих растений обладают очень оригинальной особенностью, состоящей в том, что по мере их роста под каждой колючкой образуется коническое возвышение, как бы пьедестал, из корковой ткани с четкими годичными кольцами. У *тоддалии азиатской* (Toddalia asiatica) — лазящей лианы, обитающей в тропиках Старого Света, годичные слои располагаются концентрическими валиками, благодаря чему возвышение под колючкой имеет правильную форму и походит на маленькую пирамидку или ракушку (рис. 122). У одного из самых удивительных африканских деревьев — *фагары Дэви* (Fagara davyi), широко распространенной в лесах Южной Африки, эти годичные слои образуют крупные, высотой до 8 см, шипиковидные выросты с шипом на конце, густо покрывающие ствол.

Цветки рутовых, обычно небольшие или мелкие, с белыми, розоватыми, красными или желтыми венчиками, собраны в различные простые или сложные (кистевидные, метельчатые, пучковидные, головчатые) пазушные или верхушечные соцветия (табл. 34), редко они одиночные. Очень эффектны похожие на крупный цветок соцветия австралийского кустарника *диплолены крупноцветковой* (Diplolaena grandiflora), приспособленные к опылению птицами (рис. 123). Еще более оригинален южноамериканский вид *эритрохитон подлистный* (Erythrochiton hypophyllanthus). Его цветки или малоцветковые соцветия образуются на нижней поверхности верхних листьев, на их средней жилке (рис. 123, *3*).

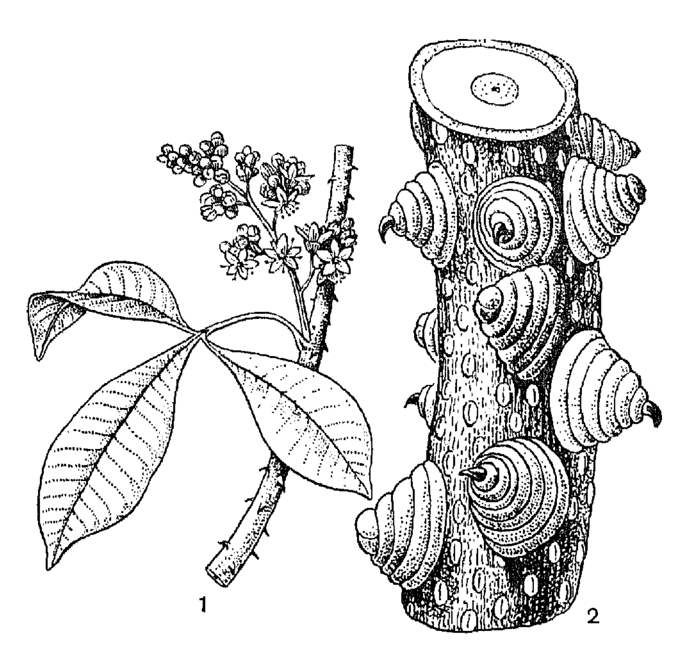


Рис. 122. Тоддалия азиатская (Toddalia asiatica):
*1* — молодая ветвь растения с колючками; *2* — часть более взрослой ветви с годичными концентрическими валиками корковой ткани под колючками.

Цветки актиноморфные, редко зигоморфные или слабозигоморфные (ясенец), большей частью обоеполые, иногда двудомные. Околоцветник обычно двойной, 4—5-членный; у руты и фагары верхние цветки в соцветии 5-членные, а остальные обычно 4-членные. Чашелистики свободные или сросшиеся, нередко образующие бокаловидную чашечку; иногда они окрашенные (эритрохитон, табл. 34) или их нет совсем (диплолепа). Лепестки, как правило, свободные, но иногда они срастаются, образуя более или менее длинную трубку. Между андроцеем и гинецеем часто имеется хорошо развитый нектарный диск разнообразной формы, в центре которого расположен гинецей, а по краям — тычинки. Иногда вместо диска развивается колонкообразный гинофор. Нередко ось цветка расширена в виде бокальчика, который охватывает нижнюю часть завязи. Тычинок обычно вдвое больше, чем лепестков, и расположены они в два круга; тычинки внутреннего круга обычно супротивны чашелистикам наружного круга — лепесткам. Тычинки наружного круга часто превращены в разнообразные стаминодии или полностью редуцированы. Иногда тычинок в несколько раз больше, чем лепестков (виды подсемейства цитрусовых), или их 5, 3 или 2. У рода цитрус многочисленные (до 60), возникшие в результате расщепления тычинки спаяны нитями в группы по 2—3 или несколько. Тычиночные нити могут иногда срастаться в труб-

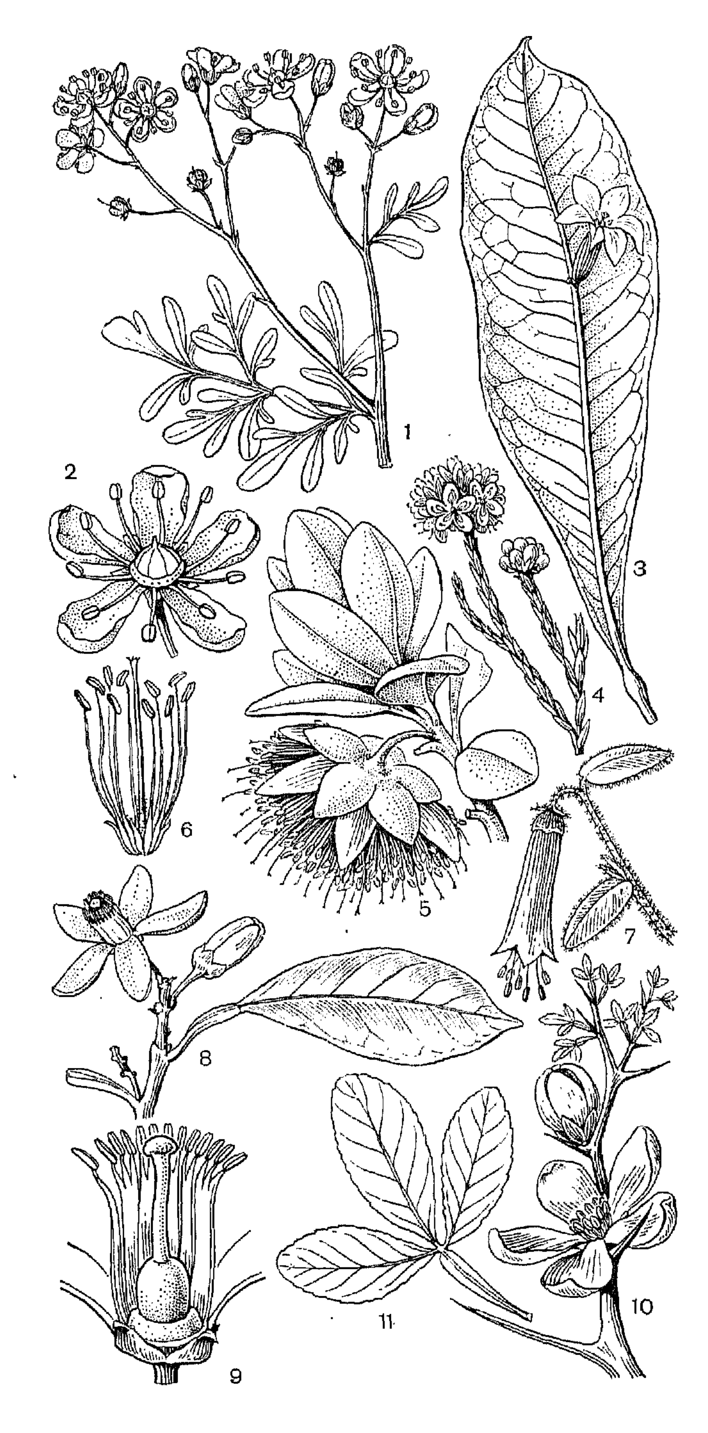



Рис. 123. Цветки и соцветия рутовых.

Рута душистая (Ruta graveolens): *1* — часть растения; *2* — цветок. Эритрохитон подлистный (Erytrochiton hypophyllanthus): *3* — цветок на нижней поверхности листа. Агатосма капская (Agathosma capense): *4* — часть растения. Дипполена крупноцветковая (Diplolaena grandiflora): *5* — соцветие; *6* — цветок. Коррея красивая (Correa speciosa): *7* — цветок. Апельсин (Citrus sinensis): *8* — ветвь с цветком и бутоном; *9* — продольный разрез цветка (венчик и часть тычинок удалены). Понцирус трехлисточковый (Poncirus trifoliata): *10* — ветвь с цветками и молодыми листьями; *11* — взрослый лист.

ку, что является приспособлением к перекрестному опылению.

Гинецей состоит большей частью из 4—5 плодолистиков, редко из 3—1, еще реже из 6 или многочисленных (20 — род цитрус и др.). Плодолистики часто срастаются только столбиками (или рыльцами), чем достигается централизация опыления. Столбики могут отходить от верхушки или чаще от основания плодолистиков, в результате чего завязь в обоих случаях имеет вид лопастного тела, из центра которого поднимается сросшийся из нескольких столбик. Иногда плодолистики срастаются основаниями или верхушками. Полное срастание плодолистиков с образованием синкарпного гинецея имеет место у представителей подсемейств тоддалиевых (Toddalioideae) и цитрусовых. Завязь обычно верхняя, редко нижняя или полунижняя, обычно 4—5-гнездная или 5- — многогнездная, редко 1-гнездная. В каждом гнезде завязи обычно по 2 семязачатка, расположенных рядом друг с другом или один над другим (род цитрус), иногда их несколько (ясенец) или один.

Плоды рутовых отличаются большим разнообразием. Они бывают сухими или сочными. Сухие плоды часто распадаются на 4—5 или 1—3 кожистых плодика или же они лопастные коробочковидные (ясенец, калодендрон — Calodendron), или похожие на крылатки клена (американский род *гелиетта* — Helietta) или ильма (*птелея* — Ptelea, рис. 124). В сухих плодах большинства рутовых при их созревании происходит отделение эндокарпия, что имеет значение для распространения семян. Сочные плоды, костянковидные или ягодообразные, имеют либо деревянистый экзокарпий и сочный эндокарпий, либо наоборот, например *бархатное дерево* (Phellodendron). Но самым замечательным в семействе рутовых и вообще совершенно уникальным, неповторимым в других семействах является плод-гесперидий, свойственный многим представителям подсемейства цитрусовых, в частности роду цитрус, куда входят апельсин, лимон, мандарин и другие виды. Гесперидий представляет собой очень своеобразную разновидность ягодообразного плода. Для него характерно наличие довольно толстой, двуслойной кожуры и мякоти, целиком заполняющей гнезда плода и окружающей семена. Мякоть состоит из множества веретеновидных, заполненных соком волосков, называемых соковыми мешочками. Соковые мешочки — это выросты внутренней эпидермы плодолистиков, образующиеся в процессе развития плода. Они возникают на периферических стенках гнезд завязи как незаметные сосочки (рис. 124, *1*), которые быстро растут и превращаются в многоклеточные волоски, врастаю-

щие в полость гнезда. Дистальная часть каждого волоска увеличивается, после чего его внутренние клетки разрушаются и образовавшаяся полость заполняется клеточным соком (рис. 124, *2*). Базальный конец волоска обычно превращается в ножку. В своей совокупности соковые мешочки образуют мякоть, которая у культурных видов имеет разнообразный приятный вкус. У некоторых дикорастущих цитрусовых (например, у *понцируса трехлисточкового* — Poncirus trifoliata) в соковых мешочках имеются желёзки, в которых накапливается горькое эфирное масло, благодаря чему их плоды несъедобны. При созревании плода мякоть некоторых цитрусовых (апельсин, мандарин) легко может быть разделена на доли, являющиеся гнездами плода. В каждом гнезде зрелого плода имеется 1 или 2 семени, расположенных один над другим. Кожура гесперидия состоит из двух слоев, имеющих разную окраску. Наружный слой — экзокарпий, называемый флаведо (от лат. flavus — желтый), из-за желтой или оранжевой окраски зрелых плодов содержит большое количество шаровидных многоклеточных желёзок, выделяющих эфирное масло. Второй слой — мезокарпий — называется альбедо (от лат. albus — белый) из-за белой губчатой структуры у зрелых плодов. У апельсина и мандарина альбедо рыхлое, поэтому мякоть легко отделяется от кожуры. На ранних этапах развития плода мезокарпий является водоносным слоем, но после образования соковых мешочков он постепенно атрофируется, приобретая губчатую структуру. Следует упомянуть о своеобразной аномалии гесперидия, свойственной сортам так называемых пупочных апельсинов, но иногда наблюдаемой и у других цитрусовых. Она состоит в том, что гинецей у них образует два этажа плодолистиков, в результате чего развиваются два близнецовых плода (рис. 124, *4*). Многие читатели, вероятно, наблюдали, что у некоторых апельсинов внутри большого плода, на его верхушке, имеется второй, маленький, рудиментарный, который виден через небольшое отверстие (пупок) в кожуре большого плода.

Семена имеют прямой или изогнутый зародыш, обычно большой, с эндоспермом или чаще без него. Для представителей подсемейства цитрусовых характерна полиэмбриония.

Семейство рутовых разделяют на 5—6 подсемейств, из которых мы рассмотрим лишь некоторые самые главные.

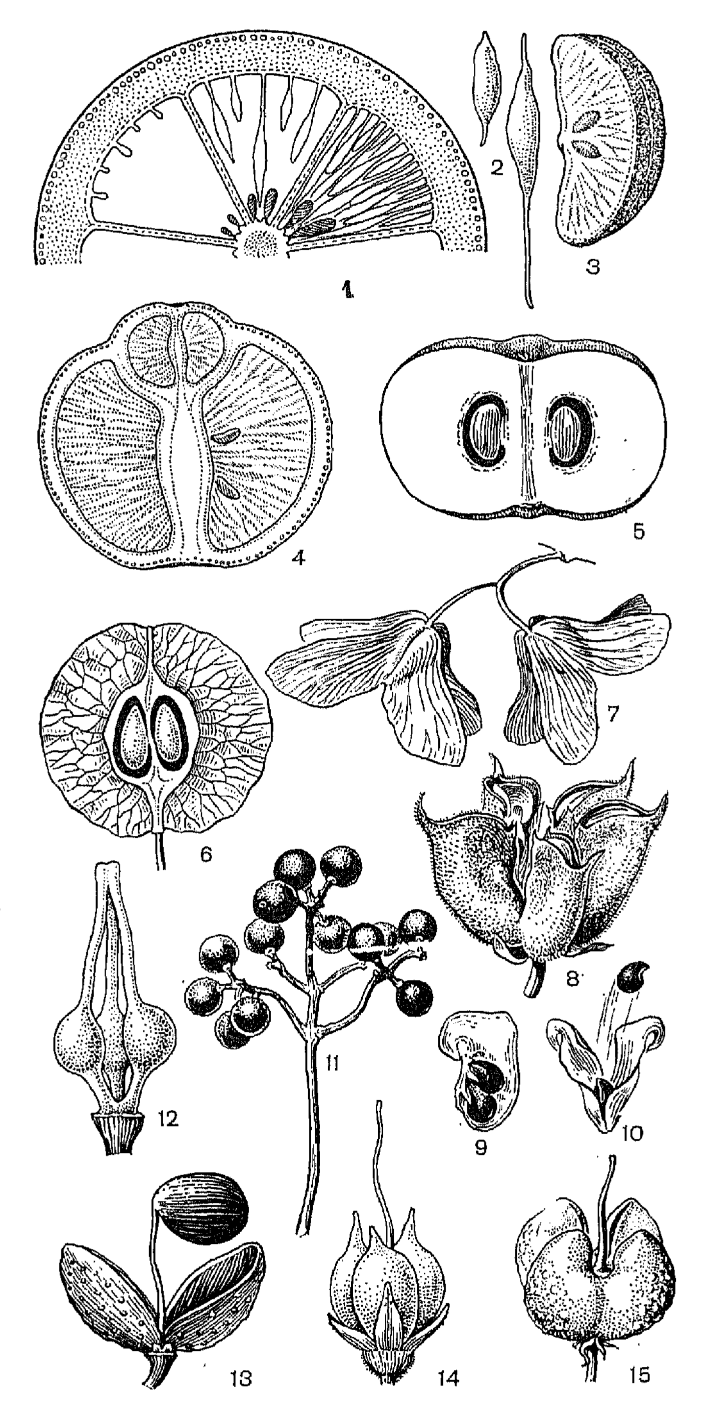



Рис. 124. Плоды и семена рутовых:

*1* — поперечный разрез гесперидия (показаны разные фазы развития соковых мешочков); *2* — соковые мешочки; *3* — отдельное гнездо гесперидия с семенами; *4* — аномальное строение плода апельсина; *5* — продольный разрез плода казимироа съедобной (Casimiroa edulis); *6* — плод птелеи трехлисточковой (Ptelea trifoliata) в продольном разрезе; *7* — плоды гелиетты мелколистной (Helietta parvifolia); *8* — коробочка ясенца белого (Dictamnus albus); *9* — расположение семян в гнезде коробочки того же растения; *10* — скручивание эндокарпия, отделившегося от стенок гнезда коробочки того же растения, и выбрасывание семян; *11* — плоды амурского бархата (Phellodendron amurense); *12* — гинецей зантоксилума ясеневидного (Zanthoxylum fraxineum) со сросшимися рыльцами и верхними частями столбиков; *13* — семя с семяножкой (фуникулусом) зантоксилума Бунге (Z. bungei); *14* — лопастной плод агатосмы остроконечной (Agathosma apiculata), в центре расположен столбик, отходящий почти от основания плода; *15* — плод руты душистой (Ruta graveolens).

Подсемейство собственно рутовых (Rutoideae, 86 родов) является самым крупным в семействе и ареал его почти совпадает с последним. Сюда входят все травянистые представители семейства (5—6 родов), свойственные только восточному полушарию. К ним принадлежат рута (7 видов), встречающаяся от Канарских островов до Юго-Западной Азии (включая Средиземноморье и Крым), цельнолистник (70 видов), распространенный от Средиземноморья до Восточной Сибири, и ясенец (6 видов), произрастающий в Западной Европе, на юге СССР и севере Китая. К этому подсемейству относится крупный пантропический род *фагара* (Fagara, 250 видов), включающий деревья и кустарники. Большое число родов встречается в Южной Африке и Австралии. Это эндемичные для Капской области роды (например, *агатосма* — Agathosma, 180 видов), представленные эрикоидными кустарниками с мелкими, часто черепитчато расположенными листьями (рис. 123, *4*). Большинство австралийских представителей подсемейства — ксерофитные кустарники, нередко также эрикоидного габитуса. В тропической Азии, а также в Австралии, Полинезии и на Мадагаскаре широко распространены деревья и кустарники из рода *эводия* (Evodia, 120 видов).

Представители подсемейства тоддалиевых (Toddalioideae) произрастают на всех континентах, кроме Европы, но главным образом в Африке и Америке (от юга США и Мексики — род птелея и другие до Южной Америки). В Восточной Азии (включая наш Дальний Восток) произрастают бархатное дерево и *скиммия* (Skimmia), которая встречается также в Гималаях и на Филиппинах.

Подсемейство цитрусовых (Citroideae), включающее род цитрус, распространено только в Старом Свете, преимущественно в Южной и Юго-Восточной Азии, отчасти в Восточной Азии, тропической и Южной Африке, а также в Австралии, Новой Гвинее и на островах Океании.

Большинство представителей семейства рутовых обитает в различного типа горных и равнинных лесах и зарослях кустарников. Влажнотропические и муссонные леса населяют многочисленные виды рода фагара. В густых высокоствольных африканских лесах обычна фагара Дэви. В светлых лесах и кустарниках от Капской области до Эфиопии встречается *калодендрум капский*, или *дикий каштан* (Calodendrum capense),— одно из самых эффектных африканских деревьев, во время цветения обильно покрытый розовыми цветками. Плоды его внешне напоминают каштан. Во влажных тропических лесах Бразилии встречается похожая на пальму *спателия высокая* (Spathelia excelsa). Немногие дикорастущие виды рода цитрус обитают в муссонных лесах Азии. В мангровых болотах на юге Индокитая часто встречается *парамигния угловатая* (Paramignya angulata).

Одним из характерных растений долинных лесов Восточной Азии являются виды бархатного дерева. Один из них — *амурский бархат* (Phellodendron amurense) — довольно широко распространен на юге Дальнего Востока в пойменных широколиственных (ясеневых и ильмовых) и кедрово-широколиственных лесах и по склонам сопок.

Виды руты — сильно ароматические травы — растут по сухим, обычно каменистым и щебнистым склонам и скалам. Из них наиболее распространена *рута душистая* (Ruta graveolens, Южная Европа и Крым). В сухих светлых лиственных лесах и кустарниках, а также по степям и сухим травянистым склонам встречаются *ясенец белый* (Dictamnus albus) и другие виды этого рода. На солнечных каменистых, щебнистых и мелкоземистых склонах, в степях, полупустынях и пустынях произрастают виды цельнолистника.

Большинство представителей семейства рутовых опыляется насекомыми, которых привлекают аромат, нередко яркая окраска цветков, обилие нектара и пыльцы. Оригинальным приспособлением многих рутовых к перекрестному опылению является способность тычинок, а иногда и столбика совершать в процессе цветения определенные движения, в результате чего они принимают различное положение по отношению к столбику с рыльцем. Рассмотрим сопровождаемое движением тычинок цветение и опыление руты душистой. Цветки руты во время цветения широко раскрыты, и в начале цветения тычинки лежат на сильно вогнутых, ложко- или капюшонообразных лепестках и чашелистиках (рис. 123, *2*). Затем поочередно, одна за другой они поднимаются, и в вертикальном положении происходит вскрывание пыльников. После высыпания пыльцы первая тычинка отклоняется вниз и занимает прежнее положение. После этого поднимается следующая тычинка, и так далее. Цветки руты протандричны, и, когда поднимается первая тычинка, столбик еще очень короткий и рыльце совсем не развито. В период мужской фазы столбик растет и рыльце достигает зрелости после поднятия и опускания последней тычинки. В течение некоторого времени рыльце как бы ожидает пыльцу с другого растения, и собственные тычинки, лежащие на лепестках и еще не полностью опустошившие свои пыльники, не мешают ему получить ее. Цветки руты богаты нектаром, выделяемым хорошо заметными для насекомых крупными округлыми

нектарниками, расположенными в основании завязи. Будучи открытым, незащищенным, цветок используется насекомыми, производящими перекрестное опыление, но чаще всего мелкими цветочными мухами. И вот что поразительно: когда нектарники засыхают и насекомое уже не посетит цветок, тогда все тычинки разом поднимаются и приходят в контакт с рыльцем. Если к этому моменту оно не опылилось чужой пыльцой, то происходит самоопыление. Таким образом, благодаря движению тычинок у руты к моменту созревания рыльца предотвращается самоопыление, но в конце цветения оно, наоборот, обеспечивается.

У других рутовых, например у ясенца, самоопыления не наблюдается. Цветки у видов рода, так же как у руты, протандричны и тычинки вначале лежат на лепестках. Но, в отличие от нее, столбик ко времени созревания пыльников уже удлинен, но изогнут вниз, а отпылившие и снова опустившиеся на лепестки тычинки уже больше не поднимаются кверху. Поэтому рыльце на выпрямившемся после опускания тычинок столбике может опылиться только чужой пыльцой. Аналогично ясенцу происходит движение тычинок и столбика у рода *калодендрум* (Calodendrum), с той лишь разницей, что тычинки у него в конце пыления изгибаются наружу, не ложась на лепестки, и тогда же расправляется вначале изогнутый книзу столбик. У ряда австралийских родов с протандричными цветками, например у *боронии* (Boronia), тычинки также не ложатся на лепестки, а лишь изгибаются в сторону во избежание контакта с созревающим рыльцем. Столбик у них все время остается прямым. Но у некоторых родов движения тычинок не происходит. В этом случае у одних представителей с протандричными цветками в конце цветения может произойти самоопыление (род *коррея* — Correa), у других (американский род *равения* — Ravenia) оно полностью исключено, так как пыльники ко времени созревания рыльца опадают. Виды последнего рода характеризуются строгой протандрией.

Среди рутовых имеются и гомогамные виды, у которых рыльце и пыльники в одном цветке созревают одновременно. Самоопыление у этих растений устраняется разными способами. У южноафриканского рода *агатосма* (Agathosma) тычинки сильно отклонены в стороны, поэтому их контакт с рыльцем невозможен. У австралийского рода *кроуея* (Crowea) своя пыльца не может попасть на рыльце вследствие того, что она застревает в густых волосках, расположенных по краям расширенных тычиночных нитей и на очень длинном связнике. Интересно отметить, что у видов этого рода тычиночные нити налегают своими краями друг на друга, образуя защитный барьер в виде трубки, благодаря чему к нектару не могут проникнуть мелкие ползающие насекомые, которые питаются пыльцой и нектаром, но не все способны произвести перекрестное опыление. Опылителями кроуеи являются бабочки. У видов цитруса, например у апельсина (рис. 123, *8*, *9*), рыльце находится на одном уровне с пыльниками, вследствие чего у него возможно самоопыление, но в ограниченных пределах из-за наличия клейкой пыльцы. Основной способ опыления у апельсина перекрестное. Его белые, очень ароматные цветки с обильным нектаром и пыльцой посещает множество пчел, ос, цветочных мух и других насекомых. Есть сведения, что на плантациях на юге США и в Центральной Америке цветки апельсина могут опылять также и колибри. При самоопылении у одних цитрусовых — апельсина, лимона, грейпфрута — образуются плоды и семена. Эти растения самофертильны. Другие виды, например *сладкий лайм* (Citrus limetta), самостерильны. Некоторые культурные цитрусы, например один из сортов мандарина — мандарин уншиу,— вообще не нуждаются в опылении. Им свойственна партенокарпия. Большинство рутовых опыляют преимущественно короткохоботковые насекомые (пчелы, цветочные мухи и др.), так как нектар в цветках, как правило, расположен открыто и легко доступен для них. Но часть представителей семейства — многие виды австралийско-новозеландского рода *фебалиум* (Phebalium) и австралийско-новокаледонского рода *эриостемон* (Eriostemon) опыляют жуки, собирающие с цветков нектар и пыльцу. Интересно заметить, что у этих родов жуки опыляют только желто- и белоцветковые виды, а розовоцветковые посещают перепончатокрылые.

У австралийских рутовых известна орнитофилия. Имеются два типа орнитофильных цветков. Первый тип свойствен родам *диплолена* (Diplolaena) и *хорилена* (Chorilaena). Их мелкие цветки собраны в густое головчатое, окруженное широкими ярко-красными листочками обертки соцветие, похожее на крупный цветок (рис. 123, *5*). Из-за многочисленных тычинок, выставляющихся из околоцветников, эти соцветия похожи на щетки. Их открыто расположенный нектар легко доступен различным птицам. Таким образом цветки этого типа не специализированы к опылению какими-либо определенными опылителями. Когда такие цветки, а вернее, соцветия посещает птица, то пыльца распределяется по всей поверхности ее головы. Цветки второго орнитофильного типа имеют почти все виды рода коррея. Эти цветки довольно крупные, ярко-красные, с длинным трубчатым сростнолепестным венчиком

(рис. 124, *2*). Нектар скрыт на дне цветка в узком щелевидном пространстве между тычинками и завязью. Такие цветки специализированы к опылению птицами, чей клюв длиной не менее 30 мм и к тому же достаточно тонкий. Когда птица достает нектар из этого цветка, пыльца располагается только вокруг основания ее клюва и на лицевых перьях. В роде коррея есть один энтомофильный вид. Цветки у него вначале трубчатые, но во время выделения нектара лепестки расходятся и отклоняются наружу, благодаря чему нектар становится доступным для насекомых-опылителей — пчел, мух и собирающих пыльцу жуков. Предполагают, что птицами опыляются также некоторые виды рода эриостемон, имеющие красные, слегка трубчатые, поникающие цветки с крупными широкими нектарниками.

Семена и плоды рутовых распространяются различными способами. Многим представителям семейства (например, ясенец) свойственно саморазбрасывание семян. В созревающих коробочках этих видов происходит отделение (отслаивание) кожистого эндокарпия от остальной части плода. Пластинки отделившегося эндокарпия при высыхании внезапно закручиваются и выталкивают лежащие на них семена из коробочек (рис. 124, *8*, *9*, *10*). Снабженные крыльями плоды американских родов птелея и гелиетта распространяются ветром (рис. 124, *6*, *7*). Эффектные семена некоторых видов рода зантоксилум, например *зантоксилума лазящего* (Zanthoxylum scandens) — крупные, черные блестящие, высовывающиеся на длинных ножках — фуникулусах — из раскрывшихся плодов, разносятся птицами (рис. 124, *13*). Орнитохория наблюдается у видов рода фагара, плоды которых вскрываются, обнажая семена, окруженные привлекающими птиц (подобно ариллусу) слоями эндокарпия. Птицы распространяют также несъедобные для них семена гавайских представителей рода *пелея* (Pelea), имитирующие съедобные семена представителей других семейств.

Плоды ряда видов из подсемейства цитрусовых распространяют млекопитающие.

Крайне скудны сведения о распространении в естественных условиях плодов-гесперидиев рода цитрус. В Северной Австралии эти плоды ради семян разрушают какаду, которые и разносят их. На Ямайке плоды культурных цитрусов расклевывают горлица и другие птицы, что приводит к спонтанному росту сеянцев. Полагают, что плоды цитрусов очень подходят для распространения обезьянами. *Шеддок* (Citrus grandis), растущий вдоль рек на островах Фиджи, распространяется, вероятно, потоками воды. Подобным же образом, по-видимому, разносятся и плоды *мериллии* (Merrillia caloxylon), обильной по речным банкам на полуострове Малакка. Плоды амурского бархата, костянковидные, черные, похожие внешне на черемуху (рис. 124, *11*), распространяют маньчжурские зайцы, дрозды и другие животные.

Из рутовых наибольшее значение для человека имеют представители подсемейства цитрусовых, в особенности род цитрус, к которому принадлежат важнейшие культурные плодовые растения: апельсин, мандарин, лимон, грейпфрут, а также померанец, помпельмус, бергамот и некоторые другие. Цитрусовые — это вечнозеленые, обычно небольшие деревья, высотой 4—8, редко 12—20 м, иногда кустарники, часто с колючками в пазухах листьев. Цветки у них довольно крупные, белые (у лимона снаружи красноватые), очень ароматные, одиночные или чаще в щитковидных малоцветковых соцветиях. Плоды-гесперидии цитрусовых отличаются высоким содержанием различных полезных веществ, а некоторые из них и прекрасными вкусовыми качествами. Цитрусовые широко культивируют во многих субтропических и тропических областях земного шара, но главным образом на юге США (Калифорния, Флорида), в странах Средиземноморья (Испания, Италия, Марокко и др.), Бразилии, Аргентине, Японии, Китае (центральные и южные районы), Индии, Пакистане, Индокитае, Австралии и ЮАР. Экспортируют плоды цитрусовых в основном страны Средиземноморья, на которые приходится около 75% мирового экспорта всех цитрусовых. Считается, что плоды цитрусов составляют около $^1/_3$ всех свежих фруктов на мировом рынке. Самыми распространенными цитрусовыми культурами являются апельсин и мандарин с их многочисленными сортами. В СССР цитрусовые выращивают в основном на Черноморском побережье Кавказа (Западная Грузия и район Сочи), которое является самым северным в мире районом их возделывания. Промышленное значение здесь имеют мандарин (главным образом бессемянный мандарин уншиу), лимон, апельсин. Небольшие посадки мандарина и лимона имеются в Азербайджане (Ленкорань). Сравнительно недавно лимоны и апельсины стали выращивать и в Средней Азии (Таджикистан и Узбекистан) методом траншейной культуры. В коллекционных питомниках, на опытных станциях и в ботанических садах Черноморского побережья собрана богатая коллекция всех остальных представителей цитрусовых. Размножают цитрусовые в СССР прививкой. Подвоем для них служит понцирус трехлисточковый (трифолиата) — самый морозостойкий представитель подсемейства цитрусовых, интродуцированный из Северного Китая.

По мнению многих ботаников, культурные виды цитруса в диком виде неизвестны. Они представляют собой сложные культигенные комплексы, возникшие в результате многовековой селекции исходных дикорастущих, ныне не сохранившихся форм. Родиной культурных цитрусов считают Индию, особенно Ассам, где сосредоточено наибольшее разнообразие внутривидовых таксонов, а также Южный Китай и Индокитай. Крупный японский цитролог Т. Танака считает, что лимон и бигарадия встречаются и в диком виде (в Индии). Из Южной и Юго-Восточной Азии цитрусовые постепенно распространялись в культуре на запад. Вначале они попали в Западную и Юго-Западную Азию (Месопотамия), затем в Средиземноморье и значительно позже в Америку и Австралию. Первые упоминания о цитрусовых имеются у Теофраста. Они относятся к цитрону, который первым из цитрусовых достиг Средиземноморья, в частности древней Греции, куда он был завезен из Азии, по-видимому, во время походов Александра Македонского. Теофраст называл цитрон мидийским или персидским яблоком и сообщал, что этот душистый плод не употребляется в пищу, а применяется как средство против моли. В китайских литературных источниках начала нашей эры сказано, что засахаренную кожуру цитрона подавали на стол римского императора. В XI в. арабами в район Средиземноморья был занесен кислый или горький апельсин (бигарадия, померанец). Арабы называли его «наранджж». Кислый апельсин высоко ценили за целебные свойства его плодов. Знаменитый Абу Али Ибн Сина (Авиценна) включал сок этого растения в рецепты своих лекарств. Почти одновременно с кислым апельсином в Средиземноморье попал и лимон, который сначала был интродуцирован арабами в Иран и Палестину, а позднее в Северную Африку и Испанию. Всем известный сладкий, или настоящий, апельсин упоминается в китайских источниках, относящихся к II — I вв. до н. э., причем как растение, завезенное в Китай извне. В Европе сладкий апельсин стал известен лишь в начале XVI в. Он был завезен португальцами в Италию, а затем и в другие районы Южной Европы. Но слух о прекрасных плодах апельсина достиг Европы, по-видимому, гораздо раньше. По всей вероятности, именно апельсины были теми золотыми яблоками из заморских садов дочерей Ночи — Гесперид, о которых рассказывается в одном из известных древнегреческих мифов о двенадцати подвигах Геракла. Эти драгоценные плоды Геракл должен был сорвать и привезти в Грецию — в этом состоял его одиннадцатый подвиг. Впоследствии «золотые яблоки» цитрусовых получили научное название — гесперидии, по имени владелицы легендарных садов.

Апельсины имели в Европе такой успех, что для выращивания этих теплолюбивых растений в Голландии, Франции и других странах стали строить специальные стеклянные помещения — оранжереи (от франц. orangerie — апельсиновая плантация, производное от orange — французское название апельсина). Слово «оранж», в свою очередь, происходит от санскритского «наранга» и персидского «наранджж» или «нариндж», которым первоначально обозначали кислый апельсин, но потом стали называть сладкий апельсин. Русское слово апельсин происходит от немецкого Apfelsine, что означает «китайское яблоко».

В Грузии цитрусовые известны с давних времен. Древняя Грузия имела непосредственные связи с Китаем, Индией, Ираном, откуда вместе с другими новшествами могли быть привезены и эти растения. Плоды цитрусовых часто упоминаются в памятниках древнегрузинской медицинской литературы XI — XVI вв. О нариндже говорится и в поэме Ш. Руставели «Витязь в тигровой шкуре» (XII в.).

*Апельсин* (Citrus sinensis), часто называемый за рубежом сладкий, настоящий или португальский апельсин,— основная плодовая культура в субтропических и отчасти тропических (Южная Америка, Индия, Южный Китай) областях обоих полушарий. По своим вкусовым качествам апельсин превосходит все цитрусовые плоды. В дикорастущем состоянии неизвестен. Имеются многочисленные сорта апельсина. Вероятно, происходит из Южного Китая или Южного Вьетнама.

*Померанец, кислый,* или *горький, апельсин, севильский апельсин, бигарадия* (С. aurantium). Плоды померанца округлые, оранжево-красные, с кисло-горькой мякотью. В свежем виде они несъедобны, используются для получения сока, который еще в древности высоко ценился за свои целебные свойства, а также для приготовления мармелада. Из цветков получают эфирное масло нероли для духов. Померанец довольно широко разводят во многих странах, где он служит основным подвоем для апельсина и других цитрусов.

*Бергамот, апельсин-бергамот* (С. bergamia). Это растение иногда считают разновидностью померанца. Разводят бергамот в основном как эфиромасличную культуру. Из кожуры его грушевидных золотисто-желтых плодов, а также из цветков, листьев и молодых побегов получают бергамотовое масло, используемое в парфюмерии. На его основе в 1676 г. в итальянском городе Колоне впервые был изготовлен одеколон. Масло бергамота имеет приятный свежий аромат и считается лучшим из всех

эфирных масел, получаемых из цитрусовых. Бергамот выращивают почти исключительно в Италии, в провинции Калабрия.

*Мандарин* (C. reticulata) отличается от других цитрусов тем, что кожура его плодов очень легко отделяется от мякоти, а у некоторых сортов (пухлые мандарины) она отделена от мякоти воздушным слоем и почти не касается ее. В дикорастущем состоянии мандарин неизвестен. Он характеризуется необычайным полиморфизмом, вследствие чего группы его сортов или даже отдельные сорта были описаны разными авторами как самостоятельные виды. Мандарин — самая распространенная культура цитрусовых в тропической Азии, Китае и Японии. В Китае один из сортов мандарина — танжерин (сладкий, с тонкой кожурой) — является основной цитрусовой культурой. Танжерин широко культивируют в Индии, Средиземноморье и во Флориде. В Японии широко распространена группа японских сортов Сатсума (к ней относится и мандарин уншиу). Большим разнообразием характеризуются плоды тропических сортов.

*Помпельмус*, *помело*, *шеддок* (C. grandis) по крупноплодности занимает среди цитрусовых второе место после цитрона. Плоды помпельмуса могут быть величиной с небольшой арбуз; их длина 15—18 см, диаметр 10—18 до 25 см. Форма плодов варьирует от округлой до грушевидной, а окраска кожуры — от зеленовато-желтой до ярко-желтой; мякоть зеленоватая, желтоватая, розовая или красноватая, с характерным ароматом и винно-кисло-сладким вкусом, почти или совсем лишенным горечи. Помпельмус выращивают преимущественно в Южной, Юго-Восточной и отчасти Восточной Азии, где он является одной из самых главных цитрусовых культур. В дикорастущем состоянии неизвестен.

*Грейпфрут* (C. paradisi) своими крупными (диаметром 10—15 см) округлыми плодами с зеленовато-желтой, гладкой, довольно толстой кожурой и своеобразного вкуса мякотью очень похож на помпельмус. В дикорастущем состоянии неизвестен. Возможно, представляет собой почковую мутацию помпельмуса или его гибрид с апельсином. В последнее время грейпфрут приобрел большую популярность благодаря высоким пищевым, диетическим и лечебным свойствам его плодов. Грейпфрут культивируют в основном в США, а также в Марокко, Алжире, Испании, на Кипре и в некоторых других странах.

*Цитрон* (C. medica) имеет самые крупные из всех цитрусовых плоды. Их длина составляет 20—40 см, диаметр — 14—28 см. Они продолговатые, желтые, как лимон, с необычайно толстой (2,5—5 см) кожурой и кислой или кисло-сладкой, слегка горьковатой малосочной мякотью. Плоды цитрона не употребляют в пищу в свежем виде; они идут на приготовление цукатов, мармелада и варенья. Из кожуры плодов получают ценное эфирное масло. В древности цитрон широко возделывали в Западной Индии, Западной Азии и Средиземноморье. Он первым из цитрусовых задолго до нашей эры попал в Европу. И теперь его выращивают во многих странах, но на небольших площадях.

*Лимон* (C. limon) в дикорастущем состоянии неизвестен. Лимон славится высоким содержанием витамина C. Уже в начале XVIII в. его использовали как средство от цинги. Мореплаватели, в частности Джеймс Кук, брали лимоны в кругосветное путешествие. Больше всего лимонов на внешний рынок поставляет Италия, в основном остров Сицилия. В СССР лимоны возделывают не только на Черноморском побережье Кавказа и в Азербайджане, но также и в Средней Азии, где их выращивание ведут методом траншейной культуры. Лимоны разводят и в комнатных условиях.

Меньшее значение по сравнению с перечисленными видами имеют другие представители рода цитрус. *Настоящий*, или *кислый*, *лайм* (C. aurantiifolia), дико произрастающий в Индии и распространившийся в культуре во многие субтропические и тропические страны, имеет очень кислые плоды, используемые как лимон и для получения лимонной кислоты и напитков. *Сладкий лайм*, или *сладкий лимон* (C. limetta), имеет плоды, внешне похожие на лимон; они очень сочные, пресносладкие, с приятным запахом. Используют плоды сладкого лайма для приготовления консервов и напитков. *Юнос*, *юзу*, или *юдзу* (C. junos), представляет собой сложный спонтанный гибрид между несколькими видами цитруса. В Китае он был известен еще во времена Конфуция, т. е. 2500 лет назад. Плоды его, очень кислые, с ароматной, легко отделяющейся кожурой, используют как лимон (в Японии) и для приготовления мармелада. Юнос обладает высокой морозостойкостью, вследствие чего представляет большой интерес как подвой для цитрусовых (в Японии его широко используют с этой целью уже в течение многих сотен лет) и для селекции новых морозоустойчивых сортов лимона, апельсина, грейпфрута и помпельмуса.

Теперь расскажем об использовании некоторых растений из других родов подсемейства цитрусовых. В теплых странах, но преимущественно в Китае, Корее, Японии, Австралии и на юге США культивируют несколько дикорастущих видов рода *фортьюнелла* (Fortunella), или, как его обычно называют, *кинкан*, или *кумкват*. Наиболее известны произрастающие в Южном Китае *кинкан японский* (F. japonica) и *кинкан*

*овальный*, или *золотой апельсин* (F. margarita), с обильными ярко-золотистыми мелкими плодами, которые можно видеть на этих растениях почти круглый год. У плодов кинкана кисловатая мякоть и сладкая ароматная съедобная кожура; их едят в свежем и засахаренном виде, используют для приготовления лучших сортов мармелада, желе и напитков. Кинкан очень декоративен и культивируется в садах и для живых изгородей. Срезанные ветки с плодами используют в качестве «букетов». *Понцирус трехлисточковый* (Poncirus trifoliata, рис. 123, *10*) — листопадный кустарник, дико произрастающий в Северном Китае, интродуцирован в Японию, на Черноморское побережье Кавказа и в Северную Америку. Благодаря высокой морозостойкости (выносит морозы до минус 22 °С) и неприхотливости он служит у нас и в Японии основным подвоем при размножении плодовых цитрусовых. Понцирус разводят, кроме того, как декоративное растение для живых изгородей. Используют его и в селекционных целях. В качестве плодового, а также лекарственного растения в Индии, Шри-Ланке и некоторых районах Индокитая часто культивируют *эгле мармеладную* (Aegle marmelos). Плоды у эгле шаровидные, диаметром 5—10 см, с твердой деревянистой оболочкой и оранжевой сладкой ароматной клейкой камедеобразной мякотью. Стебель эгле дает хорошую камедь. Плоды, несколько похожие на эгле, имеет *феронию лимонная* (Feronia limonia), дико произрастающая в Индии и часто культивируемая. Плоды ее называют деревянным яблоком из-за твердого деревянистого околоплодника. Их мякоть, сладкая у одних форм и кислая у других, используется в пищу. Камедь, получаемую из стволов и ветвей, применяют в живописи и медицине. На севере Австралии встречается *эремоцитрус сизый*, или *пустынный лайм* (Eremocitrus glauca), который разводят как плодовое растение, являющееся самым засухоустойчивым из цитрусовых. Из плодов его готовят мармелад и напитки. И наконец, еще об одном плодовом растении, но принадлежащем к подсемейству тоддалиевых. Это *казимироа съедобная* (Casimiroa edulis, рис. 124, *5*) — листопадное дерево; дико встречается в горах Центральной Америки на высоте 1500—1800 м над уровнем моря и широко культивируется в этом районе, а также в Мексике, на юге Калифорнии и в Вест-Индии. Шаровидные желтовато-зеленые плоды казимироа размером с апельсин (рис. 124, *5*) имеют тонкую перепончатую кожуру и желтоватую сладкую или слегка горьковатую нежную мякоть, похожую на крем.

Очень многие рутовые служат источником древесины. Особенно славится ост-индское *шелковое*, или *атласное, дерево* (Chloroxylon swietenia), произрастающее в сухих листопадных лесах Индии и Шри-Ланки. Высоко ценится также африканское атласное дерево — *фагара крупнолистная* (Fagara macrophylla), достигающее 40 м в высоту. Ценную древесину дают встречающиеся в Австралии и Новой Гвинее виды *флиндерсии* (Flindersia). Большое значение для местного населения Южной Африки имеет калодендрон капский. К так называемым железным деревьям принадлежит африканское растение *фагара крыловидная* (F. pterota).

Среди рутовых довольно много лекарственных растений. К рутовым принадлежат и несколько пряно-ароматических видов. С древних времен в Европе культивировалась как пряное растение рута душистая, листья которой использовали в качестве приправы к пище для возбуждения аппетита. В Китае как пряность используют семена *зантоксилума Бунге* (Zanthoxylum bungei). Пользуются известностью как пряная приправа плоды другого вида этого рода — *японского перца* (Z. piperita). Некоторое значение как пробконос имеет бархатное дерево, в частности амурский бархат. Целый ряд рутовых используют как декоративные растения.

## СЕМЕЙСТВО СИМАРУБОВЫЕ (SIMAROUBACEAE)

Симарубовые — довольно большое (около 30 родов и 200 видов), преимущественно тропическое семейство, лишь немногие представители которого известны в субтропических и тепло-умеренных областях. Виды симарубовых — деревья (иногда очень крупные, высотой до 40—60 м), кустарники, редко полукустарники (некоторые виды рода *квассия* — Quassia) с очередными, редко супротивными, перистыми, реже простыми (род *суриана* — Suriana) листьями, обычно без прилистников; иногда листья отсутствуют, а побеги превращены в толстые зеленые колючки (виды американского рода *кастела* — Castela). Цветки у симарубовых обычно мелкие, в пазушных метелках, реже в верхушечных кистях, обоеполые или чаще, из-за недоразвития, однополые, актиноморфные, 3—8-членные. Чашелистики свободные или чаще сросшиеся. Лепестки свободные, иногда отсутствуют. Нектарный диск развит, нередко более или менее вытянут в гинофор. Тычинки по числу лепестков или чаще в двойном количестве, обдиплостемонные, иногда многочисленные; нити тычинок в основании часто с придатками в виде чешуек. Гинецей из 4—5 или реже 2—3 (редко 1) плодолистиков, апокарпный, или чаще плодолистики, сросшиеся столбиками или рыльцами или же сросшиеся полностью в синкарпный гинецей со свободны-

ми столбиками или с простым столбиком. Завязь верхняя. Семязачатки в каждом плодолистике или в каждом гнезде завязи по 2 или чаще по 1, редко по 2—5; иногда только 1 из двух-трех плодолистиков фертильный. Плод распадающийся на сухие или костянковидные плодики, либо коробочка, крылатка, или редко ягода или костянка. Семя с очень тонким эндоспермом или без эндосперма, с прямым или изогнутым зародышем (рис. 125).

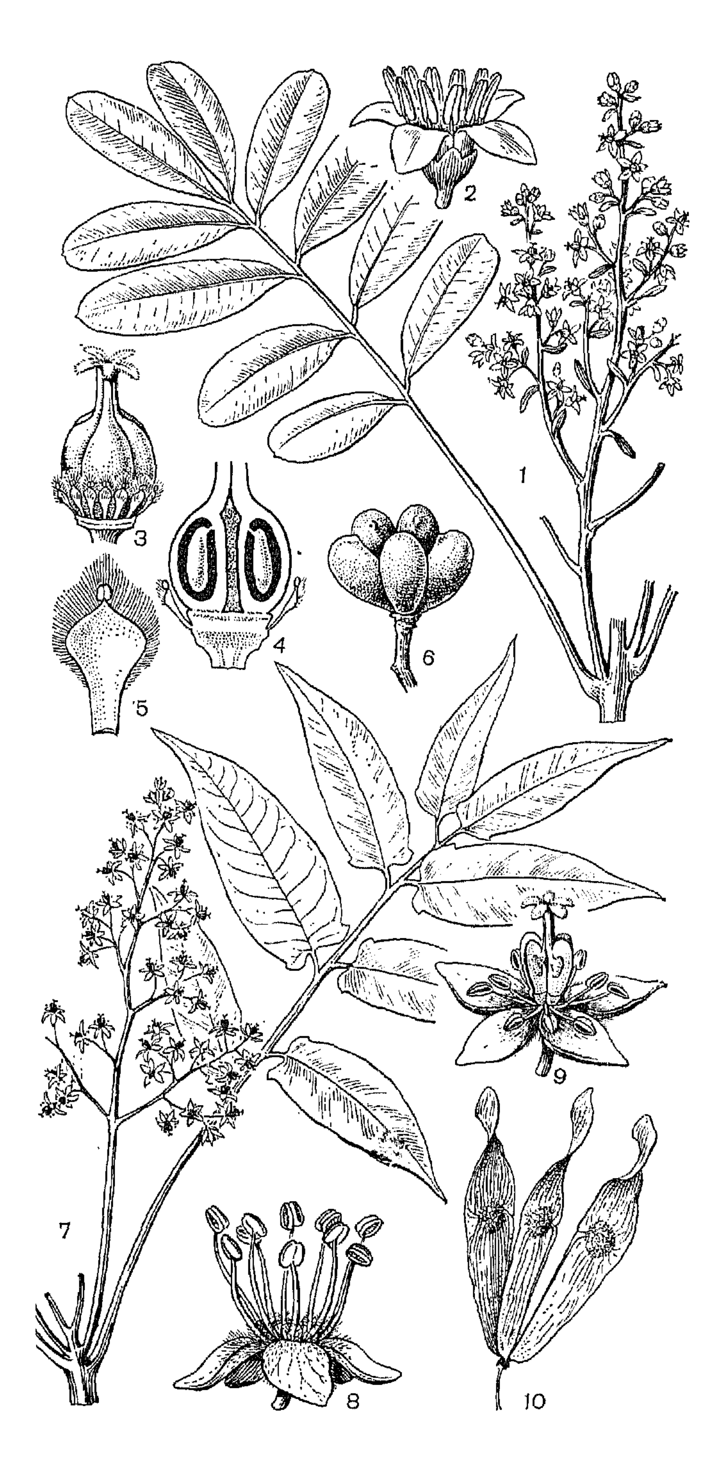



Рис. 125. Симарубовые.

Симаруба лекарственная (Simarouba officinalis): *1* — часть ветви с женским соцветием; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок (лепестки удалены, видны стаминодии); *4* — продольный разрез завязи; *5* — стаминодий; *6* — плод. Айлант высочайший (Ailanthus altissima): *7* — часть ветви с женским соцветием; *8* — мужской цветок; *9* — женский цветок; *10* — плод (3 зрелых плодолистика).

Симарубовые встречаются во влажнотропических и муссонных лесах, в саваннах, в пустынях (как, например, своеобразный безлистный, с крупными, толстыми колючками кустарник *кастела Эмора* — C. emoryi — в Аризоне), на побережьях тропических морей (*суриана приморская* — S. maritima). Будучи интродуцированными, симарубовые нередко натурализируются и иногда, подобно *айланту высочайшему* (Ailanthus altissima), делаются даже сорняками.

Многие виды симарубовых издавна известны как содержащие, особенно в коре и древесине, так называемые горькие вещества или горечи, употребляемые как лекарственные и тонизирующие средства. Большую известность получила в связи с этим ямайская квассия из дерева *пикрасма высокая* (Picrasma excelsa), ценят также суринамскую квассию из дерева *квассия горькая* (Q. amara), кору и корни которой, так же как и настойку из цветков, употребляют в Южной Америке. Горький экстракт из коры видов симарубы (Simarouba) известен в тропической Америке как лекарство от змеиных укусов; для этого же используют семена *квассии цедроновой* (Q. cedron). Есть сведения, что отвары квассии являются превосходным средством против насекомых-вредителей в гербариях. Для отпугивания насекомых пользуются также измельченной в порошок корой. Американский ботаник П. Стэндли (1928), много работавший в Центральной Америке, сообщает, что спиртовую настойку древесины квассии горькой в Панаме применяют как средство от лихорадки, а древесину употребляют при изготовлении инсектицидов и патентованных лекарств, а также как заменитель хмеля для эля и пива. По данным Д. Портера (1973), местные жители Панамы в прошлом культивировали квассию горькую как лекарственное растение.

Среди декоративных растений представителей семейства симарубовых довольно широко известен китайский айлант высочайший, достигающий в высоту 20—30 м, обладающий быстрым ростом, красивыми крупными перистыми листьями, оригинальной формой кроны, декоративными осенью плодами, особенно у краснoплодной разновидности (A. altissima var. eryth-

госагра). Его культивируют во многих странах, в субтропиках и в более теплых районах умеренной полосы. Благодаря своей засухоустойчивости он легко натурализируется, а иногда даже становится сорняком. Айлант известен также как источник некоторых лекарственных средств и дубильных веществ, а его листья употребляют как корм для гусениц дикого шелкопряда, разводимого иногда вместо обычного тутового шелкопряда.

## СЕМЕЙСТВО ПАРНОЛИСТНИКОВЫЕ (ZYGOPHYLLACEAE)

Семейство парнолистниковых включает около 240 видов, которые распределены между 23 родами, из них почти половина имеет только по одному виду. Парнолистниковые распространены на всех континентах Земли, кроме Антарктиды, но в основном это обитатели засушливых областей тропиков, субтропиков и умеренно теплой зоны. В холодных высокогорьях и в Арктике парнолистниковых нет. Многие парнолистниковые являются характерными представителями растительного мира величайших пустынь: Сахары, пустынь Западной, Средней и Центральной Азии, Аравийского полуострова, Австралии и юго-запада Северной Америки. На территории Советского Союза представители семейства встречаются главным образом в засушливых районах Средней Азии, Закавказья, Южной Сибири.

Парнолистниковые произрастают на песчаных, каменистых, глинистых, часто засоленных почвах равнин, а в умеренно теплой и субтропической зонах порой поднимаются высоко в горы. На высоте более 4000 м на Памире встречается небольшой полукустарничек *парнолистник Розова* (Zygophyllum rosowii); в поясе вечных туманов Чилийских Анд растет *порлиерия водомерная* (Porlieria hygrometrica). Нередко представителей семейства можно встретить на нарушенных местообитаниях — вблизи человеческого жилья, на заброшенных пашнях, пастбищах, вдоль дорог и у колодцев. Среди парнолистниковых есть немало эндемичных для той или иной территории видов и даже родов. Вместе с тем некоторые парнолистниковые имеют весьма широкое распространение. Огромным ареалом обладает *парнолистник обыкновенный* (Z. fabago, рис. 126), распространенный в Средиземноморье, на юге европейской части СССР, в Западной и Средней Азии, еще более обширен ареал *гармалы обыкновенной* (Peganum harmala), помимо того широко представленной и в Центральной Азии. Сорняк *якорцы стелющиеся* (Tribulus terrestris, рис. 126) из Средиземноморья расселился по умеренно-теплым областям всех континентов.

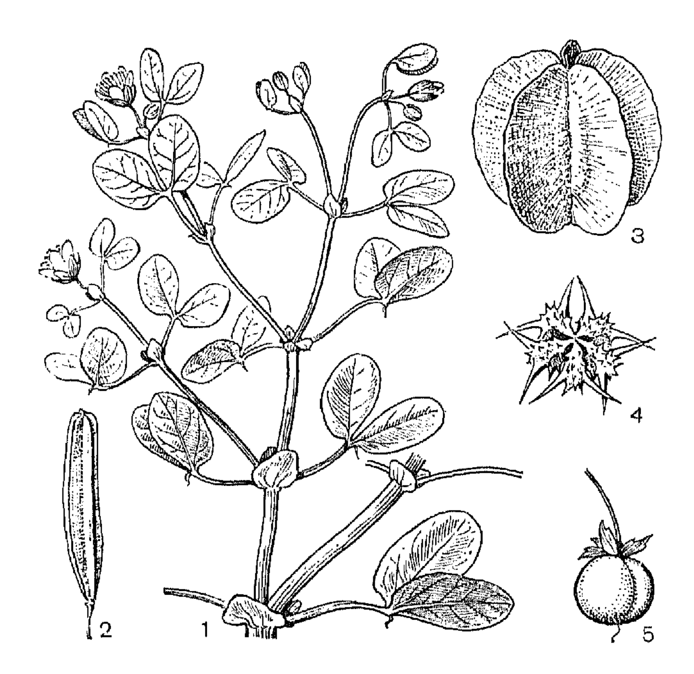



Рис. 126. Парнолистниковые.

Парнолистник обыкновенный (Zygophyllum fabago): *1* — верхняя часть побега; *2* — плод. Парнолистник крупнокрылый (Z. macropterum): *3* — плод. Якорцы стелющиеся (Tribulus terrestris): *4* — плод. Мягкоплодник критмолистный (Malacocarpus crithmifolius): *5* — плод.

Обычно виды парнолистниковых — сильно разветвленные кустарники и полукустарники, реже многолетние и однолетние травы или деревья (табл. 34). Листорасположение супротивное или редко очередное. Листья с прилистниками, иногда колючими, обычно парноперистые, причем у некоторых состоят лишь из двух листочков (некоторые виды парнолистника); изредка листья непарноперистые, или неправильно рассеченные, или простые и цельные. Цветки одиночные, либо собранные в кистевидные или полузонтиковидные соцветия, обоеполые, очень редко однополые и тогда растение двудомное, актиноморфные, редко зигоморфные, 5-членные или иногда 4-членные. Листочки двойного околоцветника свободные, лишь чашелистики порой срастаются у основания и остаются при плодах; лепестки иногда отсутствуют. Тычинки обычно в количестве 10—8, расположены в два круга, реже в цветках 15 тычинок; тычиночные нити в основании нередко имеют язычковидные придатки, у некоторых функционирующие как нектарники. В цветках обычно развит нектарный диск. Гинецей состоит из 5, реже 4 или 3—2 плодолистиков, редко число плодолистиков больше: в роде *аугея* (Augea) 10, в роде *кальстремия* (Kallstroemia) 10—12. Завязь сидячая или на гинофоре, с одним — не-

сколькими висячими семязачатками в каждом гнезде. Плод — обычно коробочка (рис. 126, *2—4*), порой мясистая, раскрывающаяся по створкам либо по перегородкам или плод распадается на отдельные односемянные части, редко плод — двугнездная ягода, как у *мягкоплодника* (Malacocarpus, рис. 126, *5*). Семена с эндоспермом или без него; зародыш прямой либо слегка согнутый.

Парнолистниковые опыляются преимущественно насекомыми: пчелами, осами, мухами и муравьями. Венчик в цветках парнолистниковых часто белый или желтый; иногда он окрашен в голубой, красный или фиолетовый цвет и тогда особенно хорошо заметен насекомым. Кроме того, насекомых привлекает пыльца, но особенно нектар, порой довольно обильный, выделяемый нектарным диском. Наблюдения в Южной Флориде (США) позволили установить, что обычный в тех местах сорняк *якорцы ладанниковые* (Tribulus cistodes), обладающий сравнительно крупными, диаметром 2—4 см, ярко-желтыми цветками, опыляется главным образом различными видами пчел. Одни виды пчел садятся на цветки сверху и собирают сначала нектар, затем пыльцу, а перелетая на другие цветки, производят перекрестное опыление. Было замечено также, что пчела медоносная обычно приближается к цветкам этого вида со стороны чашечки, затем передними лапками она раздвигает лепестки и извлекает из цветков только нектар и, таким образом, не принимает участия в опылении. Но, несмотря на это, плоды у якорцев развиваются в достаточном количестве. На Галапагосских островах, где наряду с якорцами ладанниковыми встречается другой сорняк, зацветающий одновременно с ним,— якорцы стелющиеся, опыление пчелами приводит к гибридизации между этими видами.

У представителей семейства самоопыление обычно не происходит или случается редко; у одних видов наблюдается протандрия, у других — протогиния. У некоторых представителей рода кальстремия самоопыление происходит довольно часто. Цветки этих видов открываются утром и закрываются обычно до полудня, поэтому, пока длится цветение, тычинки и рыльца неоднократно соприкасаются, что и приводит к самоопылению. У *мягкоплодника критмолистного* (Malacocarpus crithmifolius) время от времени обычно в жаркие дни пыльники лопаются в еще не открывшемся цветке, при этом пыльца попадает на созревшее рыльце; самоопылению способствует еще и то, что в пасмурные дни бутоны мягкоплодника совсем не раскрываются.

Плоды парнолистниковых разносятся ветром или животными. Те плоды, которые распространяются с помощью животных, снабжены снаружи шипиками и колючками (рис. 126, *4*). Так, у якорцев стелющихся плоды распадаются на части, имеющие на поверхности крупные конусообразные шипы, которые легко запутываются в шерсти животных и цепляются за одежду человека. У целого ряда представителей семейства плоды имеют крыловидные выросты, облегчающие их перенос ветром. Крупные, шириной около 1 см, крылья развиваются на коробочках некоторых парнолистников, например *парнолистника лебедовидного* (Z. atriplicoides) и *парнолистника крупнокрылого* (Z. macropterum, рис. 126, *3*), отдельных видов *бульнезии* (Bulnesia). Плоды мягкоплодника критмолистного — сочные, оранжево-красные ягоды — могут распространяться с помощью птиц (рис. 126, *5*).

Подавляющее большинство парнолистниковых — жители пустынных и полупустынных областей Земли, существующие в крайне суровых условиях при недостатке почвенной и атмосферной влаги. Такие растения — ксерофиты — имеют различные приспособления, направленные на добывание и сохранение воды. Одни растения развивают мощную корневую систему, которая поглощает влагу из окружающих участков и проникает глубоко в почву, обеспечивая растения нужным количеством воды. Например, корни парнолистника Розова, произрастающего в высокогорной пустыне Памира, проникают вглубь более чем на 1 м, почти в 10 раз превышают высоту надземных побегов. Другие представители семейства резко ограничивают расход влаги во время засухи; этому способствует непродолжительное время транспирации, а также сбрасывание части листьев и даже ветвей. *Парнолистник кустарниковый* (Z. dumosum), встречающийся на каменистых участках пустынь Палестины и Синайского полуострова, летом сбрасывает листочки и оставляет только мясистые черешки листьев, при этом транспирирующая поверхность уменьшается более чем в 7 раз, поэтому расход влаги летом в 20 раз меньше, чем весной. Кроме того, этот вид обладает способностью впитывать росу, что, по-видимому, отчасти помогает его выживанию в крайне засушливых районах.

В засушливых и пустынных областях Северной и Южной Америки встречается род *ларрея* (Larrea), включающий до 5 видов. Мелкие, нередко всего несколько миллиметров в длину, ее листочки интенсивно транспирируют во влажное время года, но в период засухи устьица открываются только утром на очень непродолжительное время и замыкаются задолго до полудня. Наряду с сокращением времени транспирации у ларреи наблюдается уменьше-

ние общей листовой поверхности — старые листья опадают и остаются только молодые. Поражает исключительная приспособляемость видов этого рода к условиям среды. Ветвистый кустарник *ларрея трехзубчатая* (L. tridentata), произрастающий в пустыне Сонора, на юго-западе США, нередко испытывает длительные периоды засухи, поэтому обычно он низкорослый и мелколистный, но в условиях хорошей влагообеспеченности достигает в высоту нескольких метров, развивает многочисленные ветви и более крупные листья. Все виды ларреи имеют еще одну особенность — после каждого дождя растения издают неприятный, креозотовый запах, возникающий из-за содержащихся в их тканях смолоподобных веществ.

Среди обитателей засушливых территорий известно немало суккулентов — растений, которые переживают засуху благодаря долговременным запасам воды в тканях. Некоторые парнолистниковые способны накапливать в листьях, а зачастую и в стеблях очень большое количество воды. Например, у *парнолистника фиолетовоплодного* (Z. iodocarpum), растущего в пустынях Центральной Австралии, содержание воды в 6 раз превышает сухую массу растения. В пустынях Южной Африки, в местах, где осадки порой не выпадают в течение ряда лет, встречается однолетник *аугея капская* (Augea capensis) с чрезвычайно мясистыми, булавовидными листьями, несущими значительный запас воды.

Многие парнолистниковые приспособились к жизни на засоленных почвах. У таких представителей семейства, как и у всех галофитов, отмечается значительное содержание солей в клеточных вакуолях, главным образом хлоридов, и высокое осмотическое давление клеточного сока. Слишком высокая концентрация солей могла бы привести растение к гибели, поэтому некоторые галофиты имеют особые железки, через которые выделяется излишняя соль. Другие солелюбивые растения, в том числе парнолистниковые, не выделяют соль, а повышают содержание воды в клетках, что приводит к разрастанию тканей и увеличивает суккулентность.

Многие представители самого обширного в семействе рода парнолистник, насчитывающего около 100 видов, являются галофитами. Они населяют солончаки главным образом Азии, Африки и Австралии. У произрастающего в пустыне Намиб *парнолистника Стапфа* (Z. stapffii) содержание хлоридов в клеточном соке достигает 70—80%. Этот кустарник обладает небольшими мясистыми листьями и развивает мощный стержневой корень, который проникает до влажных горизонтов почвы.

Одним из приспособлений растений к жизни в засушливых областях является сокращение жизненного цикла. Среди парнолистниковых выделяется группа эфемеров — однолетних травянистых растений, которые переживают сухой период в виде семян, а после выпадения достаточного количества осадков прорастают, быстро зацветают, производят семена и затем отмирают. Весь цикл развития они проходят за 5—8 недель. К этой группе принадлежит *парнолистник Лемана* (Z. lehmannianum), растущий в пустынях Средней Азии, аугея капская, отдельные виды кальстремии в пустыне Сонора и некоторые другие представители семейства. В условиях засушливого климата многолетние растения — эфемероиды — также стремятся завершить вегетацию в наиболее короткие сроки.

У целого ряда парнолистниковых, обитающих на бедных песчаных почвах пустыни, обнаружены на корнях клубеньки, содержащие внутри бактерии, подобные тем, что известны у бобовых. Клубеньки имеются на корнях некоторых видов парнолистника, а также якорцев крылатых. Обнаружены клубеньки и на корнях *фагонии арабской* (Fagonia arabica)— представителя крупного рода, включающего около 40 видов, распространенных в Средиземноморье, Юго-Западной Африке и в южной части Северной Америки. Как оказалось, бактерии снабжают растение азотом и необходимы для его нормального развития.

Среди представителей семейства особой известностью пользуются *гваяковое*, или *бакаутовое, дерево лекарственное* (Guaiacum officinale) и близкий вид *гваяковое дерево священное* (G. sanctum), произрастающие в тропических районах Центральной Америки и на островах Карибского моря. Оба вида — медленно растущие, вечнозеленые деревья, достигающие в высоту 10—13 м, с членистыми ветвями и кожистыми парноперистыми листьями; очень декоративны, особенно во время цветения, когда они покрываются красивыми светло-синими некрупными цветками.

С давних пор ценится древесина этих растений, полезные свойства которой европейцы узнали вскоре после плавания Колумба к берегам Американского континента. Их очень прочную и тяжелую древесину используют при изготовлении отдельных частей корабельных конструкций и разнообразных небольших поделок — деревянных молотков, кегельных шаров, блоков. Из ядровой древесины гваякового дерева лекарственного извлекают коричневую, резко пахнущую смолу, которая находит применение в медицине. Целебным свойствам смолы и древесины этого растения ранее люди приписывали чудодейственную силу, откуда

возникло и другое его название — «дерево жизни».

Прочной древесиной обладают и некоторые другие парнолистниковые, например южноамериканские представители семейства *бульнезия древовидная* (Bulnesia arborea) и *порлиерия узколистная* (Porlieria angustifolia).

Многие парнолистниковые содержат алкалоиды и сапонины, в связи с чем у некоторых обнаружены лекарственные свойства (гармала обыкновенная, отдельные виды якорцев), а на пастбищах такие растения или не поедает скот, или порой они ядовиты для него. Кроме того, гармала обыкновенная — ценное красильное растение. Из семян и корня гармалы получают прочную краску для окрашивания шерсти, шелка, хлопчатобумажных тканей и кожи в различные оттенки красного, желтого и коричневого цвета.

Цветочные почки парнолистника обыкновенного и некоторых видов ларреи употребляют в пищу в качестве заменителей каперцев. Съедобные плоды, богатые витамином С, дает мягкоплодник критмолистный, который, как растение жаростойкое и солелюбивое, может быть введен в культуру на засоленных землях, малопригодных для обычных ягодных культур.

Обитатели преимущественно морских побережий тропических и субтропических районов Южной Африки и Америки якорцы ладанниковые наряду с другими растениями участвуют в закреплении сыпучих песчаных почв.

## СЕМЕЙСТВО СЕЛИТРЯНКОВЫЕ, ИЛИ НИТРАРИЕВЫЕ (NITRARIACEAE)

В 1761 г. в России был впервые напечатан один из ботанических трудов великого К. Л и н н е я. Работа называлась «Загадочное растение селитрянка разъяснено» (Nitraria, planta obscura explicata).

Чем же интересно это растение? Найденное еще в 20-х годах XVIII столетия медиком Петра I Г о т л и б о м Ш о б е р о м на солончаках северного побережья Каспийского моря, оно вместе с образцами других растений было послано в Упсалу, где жил К. Линней. Однако, несмотря на все старания знаменитого ученого, определить его не удавалось: долгое время растения не цвели. Только на двенадцатый год, когда К. Линней добавил в почву, где выращивались селитрянки, поваренную соль, наступило долгожданное цветение. Г. Шобер назвал собранные им растения *селитрянкой* (Nitraria), от латинского слова nitrum — селитра, указав на его распространение у горько-соленых озер, К. Линней дал ему название *селитрянка Шобера* (N. schoberi, рис. 127), увековечив таким образом имя Готлиба Шобера — одного из первых русских исследователей флоры и фауны.

Многие ботаники включают селитрянку, или нитрарию, в семейство парнолистниковых. Другие же выделяют ее в отдельное семейство селитрянковых. В роде селитрянка около 10 видов, распространенных в степных и пустынных районах Западной, Средней и Центральной Азии, на юго-востоке Европы и в Северной Африке, а также в пустынях юго-востока Австралии.

Растут селитрянки обычно на солонцеватых грунтах равнинных пустынь и полупустынь и на щебнистых наносах низкогорий. Встречаются они и на засоленных гипсовых почвах предгорий, где иногда поднимаются до высоты 1000 м над уровнем моря (пустыня Гоби). Нередки они и на приморских песчано-глинистых низинах, и на берегах соленых озер.

Все селитрянковые невысокие (0,5—2 м), часто колючие и ветвистые кустарники с очередными, цельными или слабозазубренными, мясистыми листьями, снабженными мелкими прилистниками. Обоеполые, актиноморфные и 5-членные цветки собраны в рыхлые верхоцветные соцветия. Иногда встречаются и 4-членные цветки. Каждый отдельный цветок на короткой цветоножке, расположен в пазухе мелкого опадающего прицветника. Маленькая, зубчатая, остающаяся при плодах чашечка состоит из мясистых, сросшихся при основании чашелистиков. Свободные, створчатые и вогнутые лепестки равны по числу чашелистикам и, как правило, белого цвета, реже бледно-желтые. Тычинок 10—15, пять из них расположены супротивно чашелистикам, остальные лепесткам. В отличие от парнолистниковых шиловидные нити тычинок при основании без язычковых придатков. Продолговатые желтые пыльники при созревании раскрываются продольной внутренней щелью. Гинецей, состоящий из 3, редко 6 плодолистиков, заканчивается столбиком с 3 короткими низбегающими яйцевидными рыльцами. Трехгнездная завязь в каждом гнезде несет по одному семязачатку. Плод, в отличие от парнолистниковых,— сочная или реже сухая вздутая костянка с соком темно-синего или бледно-красного цвета. Семена с прямым зародышем, без эндосперма.

Опыляются селитрянковые жуками, пчелами и рядом других насекомых. Большую роль в опылении их играют жуки из рода *ребус* (Rhaebus), распространение которых связано с этими растениями.

Семена селитрянковых распространяются различными животными, охотно поедающими их сочные сладковатые плоды. В Северо-Западном Китае к началу плодоношения *селитрянки тангусской* (N. tangutorum) в долину

Цайдам с северных отрогов Тибета спускаются медведи — большие любители ее плодов. Охотно поедают плоды и одногорбые верблюды дромадеры. По сведениям Н. М. Пржевальского среди зверей и птиц, питающихся плодами селитрянок, могут быть даже волки и лисицы. В Цайдаме монголы и тангусы заготавливают их впрок, на зиму.

Наиболее известный вид селитрянка Шобера растет в равнинных, засоленных пустынях Средней Азии, доходя на юго-западе до Закавказья и Сирии. Заросли этого невысокого жесткого кустарника придают характерный облик арало-каспийским пустыням. Реже это растение можно встретить в Крыму и Южной Румынии, где оно нередко растет на грязевых вулканах. Близкие к нему *селитрянка сенегальская* (N. senegalis) и *селитрянка Бийярдье* (N. billardieri) растут первая на северо-западе Африканского материка, а вторая на юго-западе Австралии.

Селитрянка Шобера — естественный пескоукрепитель, одно из немногих плодово-ягодных растений, способных расти на солончаках и хорошо переносящих засыпание песком. Вместе с *тамариском* (Tamarix) и *сарсазаном шишковидным* (Halocnemum strobilaceum) она поселяется на наносных песках, покрывающих засоленную глинистую почву. Хотя песок периодически засыпает растение почти целиком, оно дает все новые и новые побеги и опять оказывается на поверхности песчаных бугров. Высота таких бугров нередко достигает 3—4 м.

В природе селитрянка Шобера размножается семенами. Всходы появляются с конца марта до мая и к концу первого года вегетации достигают в высоту уже 10—12 см. Цветения приходится ждать долго: в природе растения обычно зацветают на 7—8-й год. Небольшие, диаметром до 1 см, белые цветки раскрываются в течение всего дня, и, хотя, как правило, они увядают уже на 2—3-й день, общее цветение продолжается довольно долго. Растение стоит покрытое цветами около месяца. На 35—40-й день созревают небольшие, несколько похожие на кизил, яйцевидные плоды, окрашенные в красный, темно-вишневый или почти черный цвет. Реже встречаются формы с розовыми костянками. Богатые аскорбиновой кислотой и сладковатые на вкус, они могут быть использованы для варки компотов и варенья и для начинки конфет. Провяленные плоды по вкусу и запаху напоминают изюм. Солоноватый привкус зависит от места произрастания и почвы. В природе собирают до 1 кг плодов с куста. В культуре растения зацветают уже на 3—4-й год, и с пятилетних кустов собирают до 3 кг плодов. При искусственном вегетативном размножении растения начинают цвести и плодоносить еще раньше, на второй год.

Рис. 127. Селитрянковые.
Селитрянка Шобера (Nitraria schoberi): *1* — ветвь с цветками; *2* — цветок; *3* — плод. Селитрянка круглоплодная (N. sphaerocarpa): *4* — ветвь с плодами.

Съедобны плоды и других селитрянок. Так, небольшие, красноватые, приятные на вкус плоды селитрянки Бийярдье весьма любимы жителями Австралии. Арабы жуют плоды *селитрянки притупленной* (N. retusa), обладающей слабыми наркотическими свойствами.

С плодами селитрянок связано немало преданий и легенд. Некоторые полагают, что под лотосом, излюбленной пищей лотофагов, мифического народа с северного побережья Африки, упоминавшегося в «Илиаде» Гомера, подразумевался один из видов селитрянки, а именно селитрянка притупленная, сочные плоды которой местные племена употребляют в пищу. Плоды эти были так сладостны и обладали такими дурманящими свойствами, что раз попробовавший их забывал о родине и о близких и оставался навсегда в стране лотофагов. Существенным возражением против этого может быть лишь то, что Гомер описывал дерево, а не кустарник.

## СЕМЕЙСТВО БАЛАНИТОВЫЕ (BALANITACEAE)

Семейство баланитовых состоит из 1 рода *баланитес* (Balanites), включающего около 25 видов, распространенных в тропической и Северной Африке, в Западной и Южной Азии, достигая на востоке Индии и Бирмы. Виды

**Рис.** 128. Баланитес египетский (Balanites aegyptiaca):
1 — часть вегетативного побега; 2 — часть побега с соцветием; 3 — цветок; 4 — плод.

баланитеса нередко произрастают в пустынях, по сухим руслам, при условии относительно неглубокого залегания грунтовых вод. В тропической Африке они встречаются в лесах, по долинам рек или наряду с другими растениями образуют заросли колючих кустарников, особенно характерных для Восточной Африки. В саванне баланитовые совместно с видами рода акация порой определяют характер растительности.

Баланитовые — кустарники или деревья, обычно некрупные, но в тропических районах зачастую достигают в высоту 15—20 м, как *баланитес Моэма* — (B. maughamii), и даже 30—40 м, как *баланитес Уилсона* (B. wilsoniana). Стволы и ветви большинства видов покрыты длинными, очень острыми колючками, особенно на молодых побегах, реже без колючек. Листья без прилистников, очередные, сложные, с 1 парой супротивных листочков, преимущественно эллиптических, кожистых, голых или опушенных. Цветки актиноморфные, 5—членные, редко 6-членные, желтовато-зеленые, пахучие, собранные в пазушные кистевидные или зонтиковидные соцветия (рис. 128, *2*, *3*). Части двойного околоцветника свободные, чашелистики опадающие. Тычинок обычно 10, прикрепленных под хорошо развитым, толстым диском, выделяющим обильный нектар, в связи с чем опыление осуществляется преимущественно насекомыми. Тычиночные нити свободные, без придатков. Гинецей образован 5 плодолистиками. Завязь окружена подпестичным диском, 5-гнездная, каждое гнездо с 1, редко с 2 висячими семязачатками. Плод — 1-семянная костянка с очень толстым, крепким внутренним слоем околоплодника, окруженным маслянистой мякотью. Семя с зеленым зародышем, без эндосперма.

Виды баланитеса относительно быстро растут и начинают давать плоды довольно рано. Например, баланитес Моэма — дерево тропической Африки — плодоносит на пятый год жизни. У некоторых видов костянки невелики, длиной 3—4 см (*баланитес египетский* — B. aegyptiaca, рис. 128, *4*, баланитес Моэма), но у целого ряда видов костянки значительно крупнее, достигая даже 12 см длины (баланитес Уилсона). Однако у большинства представителей плоды почти недоступны из-за крепких, разветвленных колючек, развивающихся на стволах и ветвях этих растений. Семена всех видов рода содержат масло, которое застывает легче, чем кунжутовое и маковое.

Листья некоторых представителей рода баланитес, произрастающих в саваннах Африки, поедают травоядные животные, особенно жирафы, которые, не обращая внимание на острые колючки, ощипывают эти растения так, что они становятся похожими на шар из переплетенных ветвей.

Наиболее известным и широко распространенным видом является баланитес египетский — небольшое колючее дерево, около 6 м высотой, с довольно густой кроной (см. рис. 128). Он произрастает в тропической Африке, Египте, Аравии и Палестине и везде чрезвычайно не требователен к условиям обитания. Встречаясь обычно в аридных районах, баланитес египетский имеет хорошо развитую корневую систему, которая позволяет добывать необходимое количество воды и противостоять засухе. В пустыне он нередко развивает мощный стержневой корень, который достигает влажных слоев почвы. В африканской саванне корневая система баланитеса египетского охватывает обширную площадь за счет образования длинных поверхностных корней, в результате чего отдельные экземпляры этого вида произрастают обычно на довольно значительных и порой приблизительно одинаковых расстояниях друг от друга. Баланитес египетский можно встретить также на островах среди огромных болот, в верховьях Нила.

Полезные свойства баланитеса египетского известны давно — более 4000 лет назад его уже культивировали в Египте. Приятно пахнущее масло, которое извлекают из его семян, используют как пищевое, так и с лечебными целями. Находят применение прочная древесина и креп-

кие волокна, которые дает это растение. Листья, а также плоды баланитеса под названием «египетские финики» употребляют в пищу, однако слой горько-сладкой мякоти в них незначителен. Мякоть плодов и корни этого растения используют в качестве мылящего средства, благодаря наличию в них сапонинов.

## СЕМЕЙСТВО МЕЛИЕВЫЕ (MELIACEAE)

В семействе 51 род и около 550 видов. Оно распространено в тропических и отчасти субтропических странах обоих полушарий с немногими видами в умеренных областях.

Мелиевые — вечнозеленые или листопадные деревья (иногда гигантские) или реже кустарники, очень редко травы с деревянистыми подземными органами. Листья очередные, очень редко супротивные, обычно перистые, реже простые, редко с 3 листочками или с 1 листочком, очень редко дваждыперистые. Цветки обычно в различного рода пазушных соцветиях, реже соцветия верхушечные, редко цветки развиваются на стволах (каулифлория), ветвях (рамифлория) или даже на листьях; обоеполые, полигамные или однополые (однодомные или двудомные); в однополых цветках обычно хорошо заметны рудименты противоположного пола. Чашелистиков 3—5, редко 2 или 6—7, обычно более или менее сросшихся. Лепестков 3—6 (до 14), свободных или реже сросшихся у основания, часто частично сросшиеся с тычиночной трубкой. Тычинок обычно 5—10, редко до 23. Нити иногда свободные, но обычно частично или полностью сросшиеся в трубку. Между андроцеем и гинецеем обычно развит нектарный диск. Гинецей обычно из 2—6 (иногда до 20) плодолистиков, с простым столбиком с головчатым или дисковидным, реже коническим рыльцем. Завязь (1) 2—6(20)-гнездная, обычно с 2, реже 1, несколькими или многими семязачатками в каждом гнезде. Плод — локулицидная или септицидная коробочка, ягода, костянка или очень редко орех. Семена большей частью с эндоспермом, обычно крылатые.

Не менее половины мелиевых обитает в тропической Азии. В Малезии виды *хизохетона* (Chisocheton, рис. 129) и *аглайи* (Aglaia) являются важными компонентами нижнего яруса равнинных дождевых лесов. Около 100 видов мелиевых встречаются в Африке (без Мадагаскара) и примерно такое же число в Южной и Центральной Америке. Представители родов *хайя* (Khaya), *энтандрофрагма* (Entandrophragma) и *ловоа* (Lovoa) доминируют в верхнем ярусе горных тропических африканских лесов, достигая иногда 50-метровой высоты. Красивые деревья из родов *свитения* (Swietenia) и

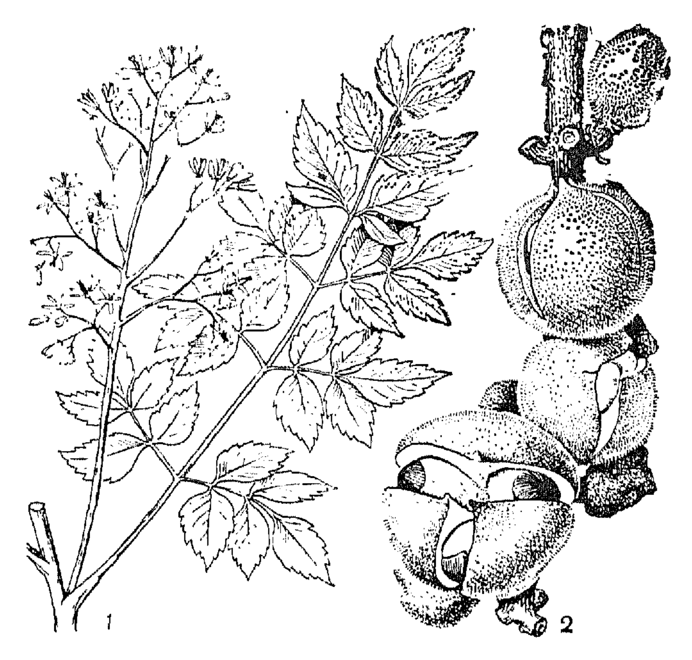



Рис. 129. Мелиевые.
Мелия аседарах (Melia azedarach): *1* — ветвь с цветками. Хизохетон мелкоцветковый (Chisocheton micrantha): *2* — плоды.

*цедрела* (Cedrela) в изобилии встречаются в вечнозеленых тропических лесах Центральной Америки. 60, чаще всего эндемичных видов обитает на Мадагаскаре.

Вдоль морских побережий и в мангровых зарослях тропиков Старого Света часто встречается кустарник или небольшое деревце *ксилокарпус гранатовый* (Xylocarpus granatum). Его крупные, до 6 см диаметром, шаровидные плоды-коробочки раскрываются еще на дереве и «сбрасывают» в воду около двух десятков семян, покрытых губчатой пробковидной оболочкой. Благодаря этой оболочке семена ксилокарпуса легко разносятся морем на значительные расстояния, сохраняя всхожесть.

Наиболее широко распространена *мелия аседарах* (Melia azedarach, см. рис. 129, табл. 35). Это невысокое листопадное дерево дико растет в горных районах Южной Азии, но еще в XVI в. было интродуцировано и встречается ныне повсеместно вдоль тропической и субтропической зон. Мелия аседарах — один из немногих представителей семейства, культивируемых в южных районах нашей страны.

Облик некоторых мелиевых довольно характерен и позволяет сравнительно легко узнавать их в тропическом лесу. Виды хизохетон — это, как правило, небольшие неветвистые деревья с пучком крупных перистосложных листьев на верхушке. У энтандрофрагмы междоузлия столь коротки, что листья кажутся со-

бранными в густые верхушечные пучки на концах утолщенных веток, а представители австрало-малезийского рода *вавея* (Vavaea) замечательны симподиальным ветвлением и ростом. Большинство мелиевых имеют даже сложные листья, однако нередко встречаются виды с простыми листьями. Весьма характерные линейные простые склерофилльные листья у южноафриканского вечнозеленого кустарника *нимании капской* (Nymania capensis). Листья ряда тропических видов достигают в длину 3 м. Столь значительные размеры часто связаны с необычным характером их роста, хорошо изученным у эндемика Коста-Рики, *гуареи булавоплодной* (Guarea rhopalocarpa). У этого дерева лист на верхушке рахиса заканчивается незащищенной чешуями почкой, состоящей из зачатков нескольких пар листочков. Одновременно с пробуждением стеблевых почек почки на верхушке листа становятся активными и каждый сезон дают начало новому участку рахиса, несущему 2—3 пары новых листочков. Старые 7—11-летние листья гуареи булавоплодной имеют более метра в длину и несут до 22 пар листочков.

Цветки мелиевых в подавляющем большинстве случаев опыляются насекомыми, главным образом разнообразными бабочками. Собирая нектар, бабочки вводят хоботок в тычиночную трубку (тычинки, как и лепестки, у мелиевых срастаются) и одновременно переносят прилипшую пыльцу с одного цветка на другой. Размеры цветков довольно резко различаются. Крохотные шаровидные зеленовато-белые или бледно-желтые венчики некоторых видов аглайи не превышают в длину 0,5 мм и столбик в таких цветках очень короткий или отсутствует. Однако эти мелкие цветки собраны в крупные, длиной до 70 см, раскидистые верхушечные соцветия и источают очень сильный аромат, который привлекает к цветущим растениям насекомых-опылителей. Напротив, у *турреи крупноцветной* (Tyrraea macrantha) длина цветка (точнее, тычиночной трубки) достигает 12 см, но число самих цветков, собранных в короткие пучки на толстых ветвях, невелико и запах их слабый. Цветки этого вида опыляются крупными тропическими бабочками. Ароматические вещества в цветках мелиевых, по-видимому, выделяются рыхлой и ярко окрашенной тканью особого диска, развивающегося между основанием завязи и тычиночной трубкой.

Не менее, чем цветки, разнообразны по величине и структуре плоды представителей семейства. Ярко-оранжевые или красные коробочки *трихилий* (Trichilia) и *дизоксилюмов* (Dysoxylum) резко выделяются на фоне темно-зеленой листвы, привлекая разнообразных птиц, которые, поедая их, разносят семена. У аглайи и *лансиума* (Lansium) плоды серовато-коричневые или ярко-белые ягоды, а у *овении* (Owenia) и *астротрихилии* (Astrotrichilia) — орехи. Сочные плоды мелии ацедарах поедают в тропиках летучие лисицы.

Семена мелиевых двух различных типов. Одни из них имеют тонкую сухую семенную кожуру и сухое крыло подобно семенам *свитении* (Swietenia) и *цедрелы* (Cedrela). Эти семена легко выпадают из раскрывающихся коробочек и разносятся ветром. Семена других мелиевых крыльев чаще всего не имеют, но нередко одеты саркотестой или несут мясистый ариллоид. Последние всегда беловаты в нераскрывающихся и ярко окрашены в раскрывающихся плодах, что, несомненно, связано с орнитохорией. Семена некоторых видов распространяются водой.

Многие мелиевые дают превосходную древесину и легко выращиваются на плантациях. Наибольшую ценность в мировой торговле имеет *свитения махагони* (Swietenia mahagoni), или махагоновое дерево. Древесина махагони красивой коричнево-красной окраски легко поддается обработке и используется для изготовления мебели, музыкальных инструментов и отделки стен. В кафедральном соборе города Санто-Доминго сохранилась прекрасная резьба по древесине махагони, выполненная в середине XVI в. Из древесины *цедрелы мексиканской* (Cedrela mexicana) изготовляют коробки и ящики для сигар. Мелия аседарах является распространенным декоративным деревом.

## СЕМЕЙСТВО БУРЗЕРОВЫЕ (BURSERACEAE)

Бурзеровые — довольно большое (около 20 родов и 600 видов) семейство, виды которого распространены во всех тропических областях Земли. Это листопадные, иногда очень крупные, чаще небольшие деревья, нередко кустарники, с очередными, реже супротивными листьями, обычно перистыми, реже тройчатыми, иногда редуцированными до 1 листочка, часто с крылатым черешком, обычно без прилистников. Цветки у бурзеровых мелкие, собранные в метелки, кисти или колосья, обоеполые или чаще однополые, обычно двудомные. Чашечка и венчик черепитчатые или створчатые. Чашелистиков (3)4—5, более или менее сросшихся. Лепестков (3)4—5, большей частью свободных, редко лепестки отсутствуют. Нектарный диск обычно развит, интрастаминальный или реже экстрастаминальный, кольцевидный или чашевидный. Тычинки по числу лепестков или в двойном количестве, прикрепленные к основанию диска или реже к цветоч-

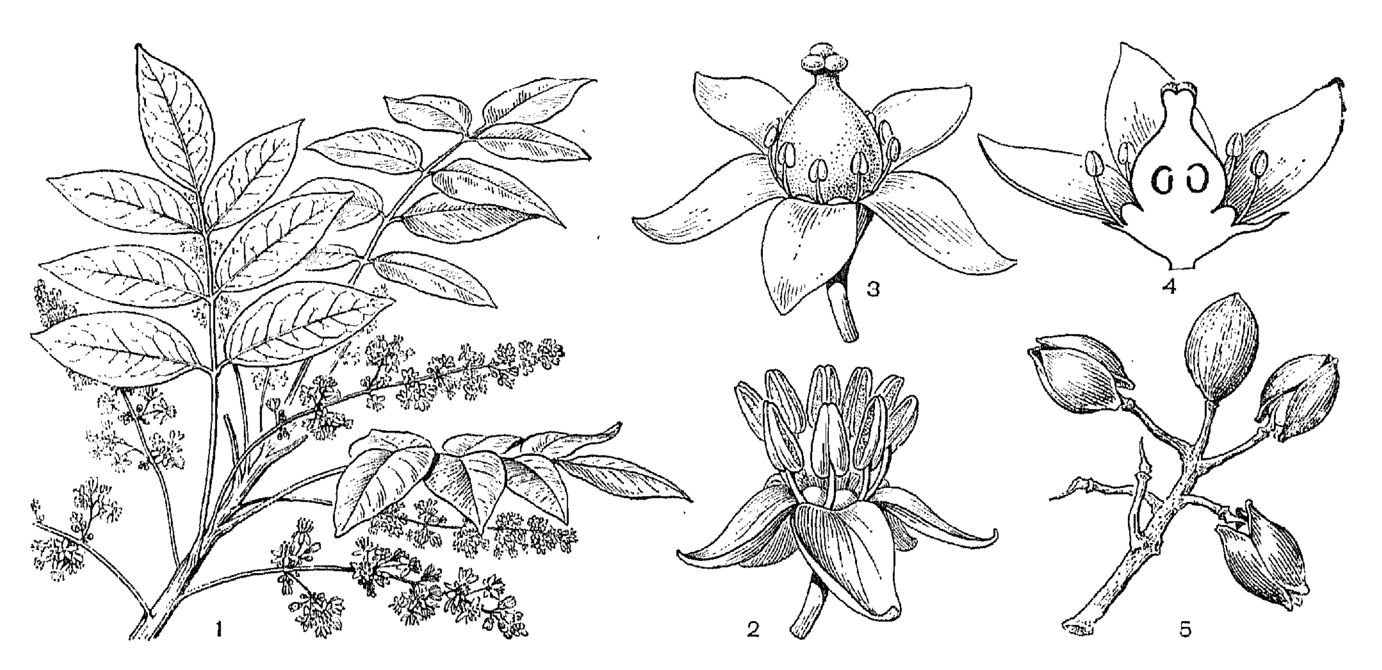



Рис. 130. Бурзера симаруба (Bursera simaruba):

*1* — ветвь с мужскими соцветиями; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок (видны недоразвитые тычинки); *4* — продольный разрез завязи; *5* — плоды.

ной трубке, обычно свободные, реже сросшиеся; пыльники интрорзные. Женские цветки часто со стаминодиями. Гинецей синкарпный, из (2)3—5 плодолистиков, с простым, иногда очень коротким столбиком с 2—5-лопастным или головчатым рыльцем, завязь верхняя, 2—5-гнездная; в каждом гнезде обычно по 2 семязачатка, редко по 1. Плод — 1—5-семянная костянка (?), ягода или коробочка. Семя без эндосперма, с прямым или изогнутым зародышем (рис. 130).

В семействе бурзеровые различают 3 трибы: протиевые (Proticae), бурзеровые (Bursereae) и канариевые (Canaricae).

У представителей трибы протиевые плод с 2—5 свободными или сближенными, но не сросшимися косточками; экзокарпий изредка растрескивается створками. Сюда относятся 6 родов: более известны из них *протиум* (Protium, около 90 видов, из них более 60 в лесах тропической Америки, преимущественно на севере Бразилии, в бассейне реки Амазонки), *тетрагастрис* (Tetragastris, около 10 видов в тропической Америке, от Бразилии до Вест-Индии), *гаруга* (Garuga, 7 видов от Индии и Бирмы до Филиппинских островов и Северной Австралии).

У трибы бурзеровые плод со сросшимися косточками; экзокарпий всегда растрескивается створками. 5 родов: *окумея* (Aucoumea, 1 вид в тропической Западной Африке), *босвеллия* (Boswellia, более 20 видов в Северо-Восточной Африке, на юге Аравийского полуострова, в Индии), *бурзера* (Bursera, почти 100 видов в тропической Америке, преимущественно в Мексике), *коммифора*, или *мирровое*, или *бальзамовое дерево* (Commiphora, syn. Balsamodendron, более 100 видов от Маскаренских островов, Мадагаскара и юга Африки до Эфиопии и Судана, Аравийского полуострова и Индии).

У трибы канариевые плод с цельным эндокарпием. 6 родов, более известны *канариум* (Canarium, около 150 видов в тропиках Старого Света, главным образом в тропической Азии, значительно меньше в Африке, 1 вид в Вест-Индии), *сантирия* (Santiria, около 50 видов, от Малезии до Филиппинских островов и Новой Гвинеи).

Бурзеровые встречаются в тропических лесах всех типов: во влажнотропических, где они обычно представлены высокими деревьями, нередко с мощными досковидными корнями, в муссонных, в сухих саваннах, а также в почти пустынных кустарниковых зарослях в переходных от саванн к пустыням участках.

Бурзеровые дают много примеров экологической эволюции от крупных деревьев тропического леса до низкорослых деревьев и кустарников саванны. А. Энглер (1931) хорошо показал направление этого процесса в пределах рода коммифора, у видов которого очень наглядна, например, редукция числа листочков в перистых листьях от многих пар до 3 листочков и одного листочка. Аналогичное направле-

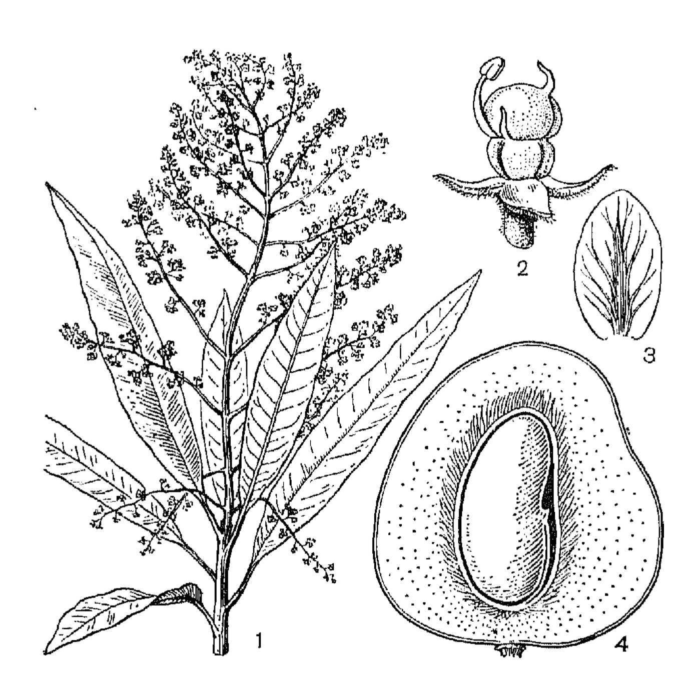



Рис. 131. Мангифера индийская, или манговое дерево (Mangifera indica):

1 — ветвь с соцветием; 2 — цветок (виден 1 стаминодий); 3 — лепесток; 4 — продольный разрез плода.

ние эволюции наблюдается в роде бурзера (И. Ржедовский и Г. Крузе, 1979).

Одна из интересных особенностей бурзеровых — наличие многочисленных секреторных каналов во флоэме, в которых накапливаются смолы и бальзамы (смеси смол и эфирных масел). В их числе такие известные с глубокой древности ароматические вещества, как, например, ладан — смола аравийского дерева *босвеллия священная* (Boswellia sacra) и некоторых других видов, издавна употреблявшаяся на Востоке для курений при религиозных обрядах; как очень ценимая, в частности, в медицине мирра — смола эфиопско-аравийского дерева *коммифоры абиссинской* (Commiphora abyssinica) и других видов, как меккский бальзам, получаемый из дикорастущего на юго-западе Аравийского полуострова и в Сомали кустарника *коммифоры бальзамной* (C. opobalsamum), применяемый в парфюмерии, а также множество других смол и бальзамов, употребляемых под различными названиями как ароматические вещества, как лекарства народной медицины, для технических целей, например как компоненты для изготовления лаков, замазок. В Древнем Египте смолы и бальзамы использовали благодаря антисептическим свойствам для бальзамирования тел умерших. В качестве бальзамных деревьев известны также виды протиума, тетрагастриса и бурзеры (в частности, *бурзера гумминосная* — B. gummifera).

Среди бурзеровых немало деревьев, имеющих красивую древесину. Это виды рода канариум, окумея, или «габонское красное дерево» (Aucoumea klaineana), стволы которой достигают в высоту 40 м и в поперечнике 2 м, и ряд других.

Некоторые виды рода канариум, например *канариум черный* (C. nigrum), имеют съедобные плоды, напоминающие маслины, а в семенах их содержится до 70% жиров, которые могут употребляться как пищевые.

## СЕМЕЙСТВО АНАКАРДИЕВЫЕ (ANACARDIACEAE)

Анакардиевые — одно из крупных семейств, содержащее около 80 родов и около 600 видов, распространенных в тропиках и субтропиках и в небольшом числе также в умеренных областях. Это главным образом деревья, среди которых встречаются очень крупные, а также кустарники, иногда древесные лианы, редко полукустарники. Листья у них очередные, редко супротивные, непарноперистые или тройчатые, иногда простые, без прилистников или очень редко с недоразвитыми прилистниками. Цветки у анакардиевых мелкие, в верхушечных или пазушных соцветиях, обоеполые или чаще однополые (табл. 35), обычно актиноморфные, 5-членные. Чашелистиков (3)5(7), у основания сросшихся. Лепестков (3)5(7), свободных или реже у основания сросшихся, опадающих или остающихся, иногда после цветения разрастающихся; изредка лепестки отсутствуют. Нектарный диск развит, интрастаминальный, кольцевой или чашевидный, иногда более или менее вытянутый в гинофор. Тычинок 10—5 или много, иногда развита только одна тычинка, а остальные превращены в стаминодии (род *анакардиум* — Anacardium); нити свободные, иногда у основания сросшиеся. Гинецей иногда апокарпный, из 5(4—6) плодолистиков, из которых только один плодущий, или мономерный (*мангифера* — Mangifera, анакардиум), или чаще синкарпный из 3, реже 4—5 или 2 плодолистиков. Завязь обычно верхняя, очень редко нижняя (*дримикарпус* — Drimycarpus); в каждом ее гнезде или в каждом свободном плодолистике по 1 висячему или прямостоящему семязачатку; часто семязачаток имеется только в одном из гнезд либо полностью развивается только в одном гнезде. Плод обычно костянковидный, с более или менее смолистым мезокарпом. Семя со скудным эндоспермом или без эндосперма, с более или менее изогнутым зародышем (рис. 131).

Многие анакардиевые — это типичные представители влажнотропического леса, высокие деревья с крупными перистыми листьями, нередко с гигантскими досковидными корнями,

как, например, у крупных экземпляров малезийского *драконтомелона мангоносного* (Dracontomelon mangiferum). Другие анакардиевые обитают в различных менее влажных типах тропических лесов вплоть до ксерофильных редколесий — саванн, где различные роды анакардиевых довольно обычны. Известны анакардиевые (виды рода *сумах* — Rhus — и близких к нему) и в крайних сухих местообитаниях,— в пустынях Северной и Южной Африки, Северной и Центральной Америки.

Наиболее известным внетропическим представителем анакардиевых является род *фисташка* (Pistacia), насчитывающий около 20 видов, распространенных в Средиземноморье, Северо-Восточной Африке, Западной, Средней и Восточной Азии и Центральной Америке (карта 9). Виды фисташки — вечнозеленые или листопадные деревца или кустарники с простыми, тройчатыми или перистыми листьями. Наибольшее практическое значение имеет *фисташка настоящая* (P. vera). Одна из ее замечательных особенностей — это необычайно быстрый рост корней у молодых растений.

Благодаря этому и другим биологическим особенностям настоящая фисташка — чрезвычайно ценное растение для освоения неудобных для орошения участков в пределах ее естественного ареала, особенно там, где она достоверно росла в недалеком прошлом. Это подтверждается хорошими результатами ее культуры в Средней Азии в последние десятилетия.

В семействе анакардиевых много полезных растений, известных человеку с давних пор, часть которых не забыта и теперь. Среди них прежде всего надо назвать мангиферу, или манговое дерево, важнейшее плодовое дерево тропиков. Наибольшее распространение имеет *индийское манговое дерево* (Mangifera indica), разводимое во множестве культурных сортов (см. рис. 131). Его крупные, иногда массой до 1 кг, желтые, мясистые и сочные плоды, содержащие много сахара и лимонной кислоты, кроме обычного употребления в свежем виде, очень широко консервируются и сделались даже предметом экспорта из тропических стран. Высоко ценят в тропиках также сочные, похожие на сливы плоды нескольких видов рода *спондиас*, или *момбин* (Spondias).

Сильно распространилась в тропиках культура *анакардиума западного* (A. occidentale, табл. 36), происходящего из Вест-Индии. Его своеобразные «плоды» состоят как бы из двух частей: собственно плода — сравнительно небольшой, обычно изогнутой костянки с маслянистым семенем, и в несколько раз более крупного, грушевидного, мясистого и тоже съедобного образования-подставки, или гипокарпия, развивающегося из цветоножки. Семена ана-

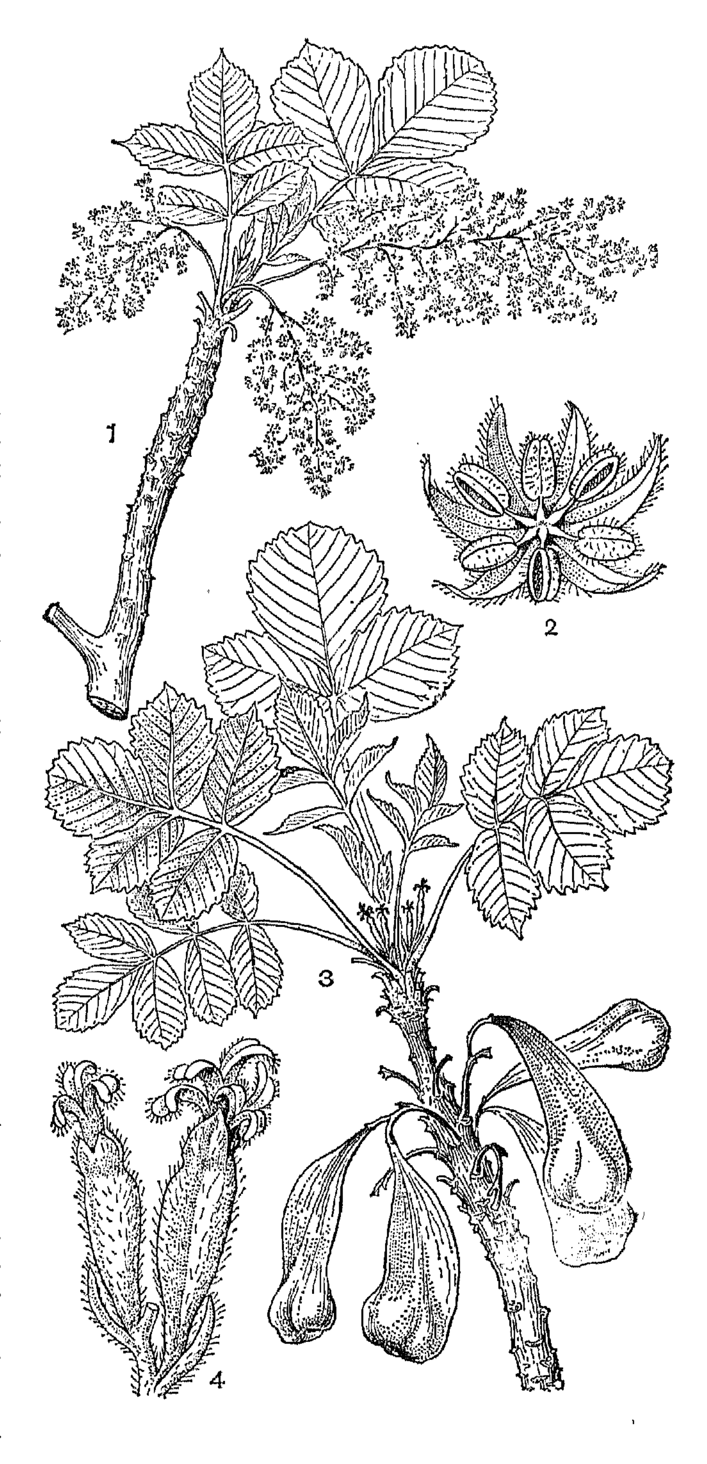
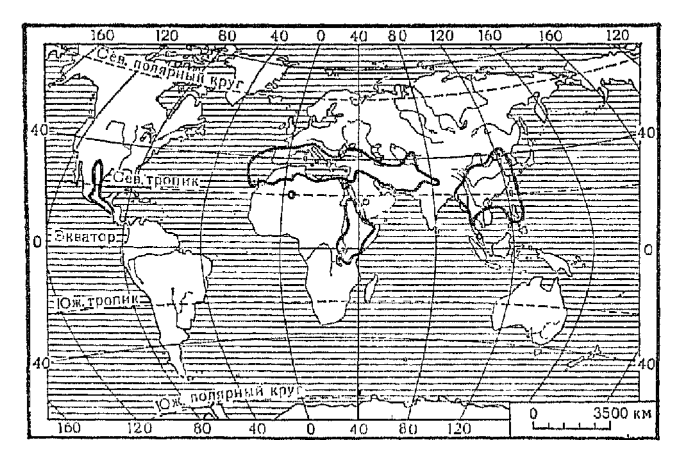



Рис. 132. Амфиптеригиум вяжущий (Amphipterygium adstringens) из семейства юлианиевых:

*1* — ветвь с молодыми листьями и мужскими соцветиями; *2* — мужской цветок с 6 чашелистиками и 6 тычинками; *3* — ветвь с молодыми листьями, женскими цветками и прошлогодними плодами, еще не успевшими опасть; *4* — женские цветки.




Карта 9. Ареал рода фисташка.

кардиума, известные как орех кешью, употребляют в пищу в сыром, поджаренном, засахаренном виде. Это популярное лакомство, а также сырье для кондитерских изделий.

Другое знаменитое орехоплодное растение из анакардиевых — это уже вышеупомянутая фисташка, плод настоящей фисташки, культура которой в сухих субтропиках Средиземноморья существует уже около 2000 лет, а в середине прошлого века появилась в Новом Свете, в Калифорнии. Много плодов собирается и с дикорастущей фисташки. Плоды фисташки ценят за приятный вкус и красивый зеленый (фисташковый) цвет семени, которое употребляют в пищу сырым или поджаренным, а также широко используют в кондитерских изделиях.

Довольно многие виды анакардиевых содержат в большом количестве дубильные вещества, нередко применяемые также для изготовления стойких органических красок. Среди этих видов можно назвать *скумпию* (Cotinus coggygria) — кустарник, распространенный от Средиземноморья, где широко культивируется как дубитель и растет в диком виде, до Восточной Азии; *сумах дубильный* (Rhus coriaria) — крупный средиземноморский кустарник или небольшое деревце, также отличный листовой дубитель; настоящую фисташку и некоторые виды сумаха, на листьях которых часто развиваются галлы с очень высоким содержанием танидов; *квебрахо* (в переводе с испанского «сломай топор»), один из видов которого, *схинопсис Лоренца* (Schinopsis lorentzii, или Quebracho colorado), растущий в субтропических саваннах Южной Америки, имеет очень твердую и тяжелую древесину темно-красного или черного цвета, содержащую до 20—25% танидов, из которой делают дубильный экстракт.

Некоторые виды анакардиевых известны как источники лаков, смол, камедей, растительного воска. Из сока *лакового дерева*, или *лакового сумаха* (Toxicodendron verniciflua), добываемого при помощи надрезов на стволе и ветвях, делают известный черный японский лак. Смолы, получаемые из различных видов фисташки, употребляют для изготовления художественных красок и лаков. Среди видов сумаха есть ядовитые, выделения которых сильно действуют на кожу человека; иногда их применяют в гомеопатии как лекарственные средства. Употребляют в медицине вещества, получаемые и из других анакардиевых. Древесину многих анакардиевых высоко ценят за твердость и разнообразную окраску и нередко применяют для различных поделок.

К анакардиевым очень близко стоит небольшое семейство юлианиевых (Julianiaceae), состоящее из 2 родов и 5 видов, распространенных в Центральной Америке и Перу. Некоторые ботаники, как, например, американский ботаник Р. Торн (1976), не признают самостоятельность этого семейства и объединяют их с анакардиевыми. От них юлианиевые отличаются главным образом безлепестными двудомными цветками, лишенными диска (рис. 132).

## ПОРЯДОК САПИНДОВЫЕ (SAPINDALES)

### СЕМЕЙСТВО СТАФИЛЕЕВЫЕ, ИЛИ КЛЕКАЧКОВЫЕ (STAPHYLEACEAE)

Семейство состоит из 5 родов и около 60 видов, распространенных главным образом в северном полушарии. В южное полушарие заходят лишь немногие виды.

Стафилеевые — небольшие деревья или кустарники со сложными (перистыми или тройчатыми) листьями, расположенными супротивно у представителей подсемейства собственно стафилеевых (Staphyleoideae) и очередно у таписциевых (Tapiscioideae). Цветки обычно обоеполые, мелкие, собраны в метельчатые соцветия. Чашелистиков и лепестков по 5. Чашелистики (часто лепестковидные) обычно свободные в подсемействе стафилеевых и сросшиеся у таписциевых. Нектарный диск чашевидный, крупный, интрастаминальный. К нему прикреплено 5 тычинок, чередующихся с лепестками. Гинецей из 3 или 2, редко из 4 плодолистиков, почти свободных (*эускафис* — Euscaphis, табл. 37), или более или менее сросшихся. Завязь верхняя, лопастная, с 6 — 10 или редко только

ко 1—3 семязачатками в каждом гнезде или в каждом плодолистике. Плод — обычно вскрывающаяся на верхушке перепончатая вздутая коробочка с кожистыми стенками (*стафилея* — Staphylea) или плод ягодообразный. У эускафиса, эндемика Восточно-Азиатской флористической области, плод состоит из 1—3 отдельных раскрывающихся плодиков, в каждом из которых от 1 до 3 почти черных, блестящих семян, заключенных в тонкий мясистый ариллус. Семена с обильным эндоспермом.

В роде стафилея 11 видов, довольно широко распространенных преимущественно в умеренных областях северного полушария. Наиболее известна *стафилея перистая*, или *клекачка обыкновенная* (S. pinnata), произрастающая в Центральной и Южной Европе и в Закавказье. Небольшое дерево или кустарник, стафилея перистая весьма декоративна и успешно разводится в садах Европы с XVI в. Но гораздо шире распространена в культуре очень близкая и легко скрещиваемая с ней *стафилея колхидская* (S. colchica). Гибрид между этими видами известен в садоводстве под названием *стафилеи изящной* (S. elegans). В диком виде стафилея колхидская встречается в лесах Западного Закавказья, а также в Турции в окрестностях Трабзона. Недавно стафилея колхидская открыта и в Азербайджане на реке Гуручай. Она растет там в подлеске буково-грабового леса в урочище Джонджули Тахта (в переводе — деревья джонджоли: на Кавказе стафилею называют джонджоли или джонджол). Кавказская приправа джонджоли квашеные, маринованные и соленые соцветия, собранные в стадии бутонов,— по вкусу сравнима с каперсами. Семена стафилеи используют как лакомство (по вкусу напоминают фисташку, но обладают слабительным действием), из них выжимают масло. Кроме того, семена применяют в качестве украшений (бусы) и для изготовления четок. Такое интенсивное использование стафилей, особенно стафилеи колхидской, привело бы к полному ее истреблению, если бы не ее способность к размножению корневыми отпрысками. Все же стафилея колхидская объявлена охраняемым растением. К ней близка *стафилея гималайская* (S. emodi), встречающаяся в ботанических садах юга СССР. 5 видов стафилей обитает в Китае, Корее и Японии, а 3 вида — в Северной Америке. Из американских видов упомянем *стафилею трехлистную* (S. trifolia, рис. 133), обитающую на Атлантическом побережье (эндемик Аппалачской провинции) и *стафилею мексиканскую* (S. mexicana).

Самый большой в семействе тропический и субтропический род — *турпиния* (Turpinia), включающий 30—35 видов, распространен от Шри-Ланки и Индии до Японии и Малезии,

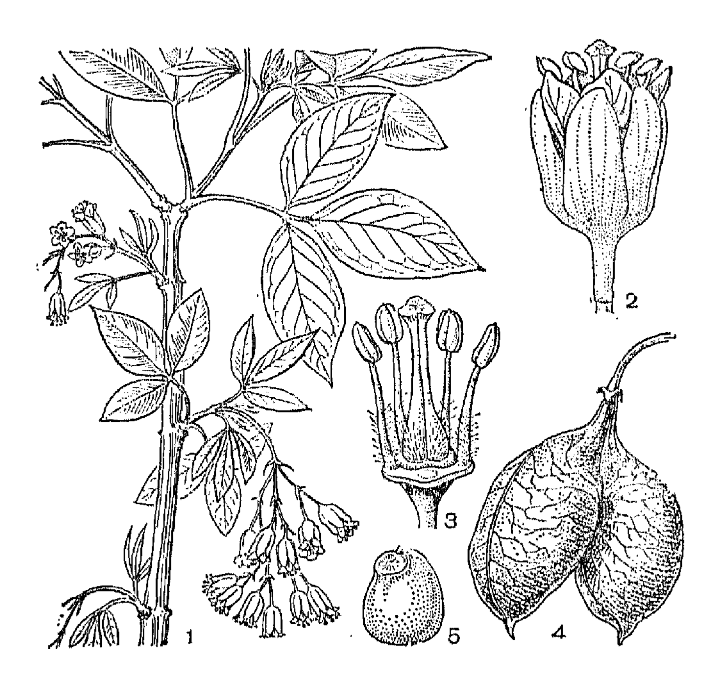



Рис. 133. Стафилеевые.

Стафилея трехлисточковая (Staphylea trifolia): *1* — ветвь с тройчатосложными листьями и соцветиями; *2* — цветок; *3* — цветок с удаленным околоцветником. Стафилея колхидская (S. colchica): *4* — плод; *5* — семя.

а также в Центральной и Южной Америке. Турпиния, стафилея и эускафис составляют подсемейство собственно стафилеевых. К подсемейству тапісциевых относятся монотипный китайский род *тапісция* (Tapiscia) и олиготипный род *уэртея* (Huertea), состоящий из 2 видов, произрастающих в Вест-Индии, Колумбии и Перу. Семейство в целом стоит ближе всего к сапиндовым, но имеет родство и с представителями других порядков, например с кунониевыми (Cunoniaceae), которые по географическому распространению преимущественно в южном полушарии являются как бы южным двойником стафилеевых (другие подобные пары — бук и нотофагус, вересковые и эпакридовые).

## СЕМЕЙСТВО САПИНДОВЫЕ (SAPINDACEAE)

Сапиндовые — большое тропическое семейство. Лишь немногие его представители обитают вне тропиков. Это прежде всего роды *кёльрёйтерия* (Koelreuteria) и *ксантоцерас* (Xanthoceras), а также отдельные виды в целом тропических родов, например *сапиндуса* (Sapindus). В семействе насчитывается около 150 родов и 2000 видов. Бо́льшая часть видов обитает в тропиках Нового Света. Роды сапиндовых почти равномерно представлены в Америке, Африке и Азии. Их относительно меньше в Австралии и Океании. Часть родов имеет пантропические ареалы, например род *аллофилус* (Allophylus).

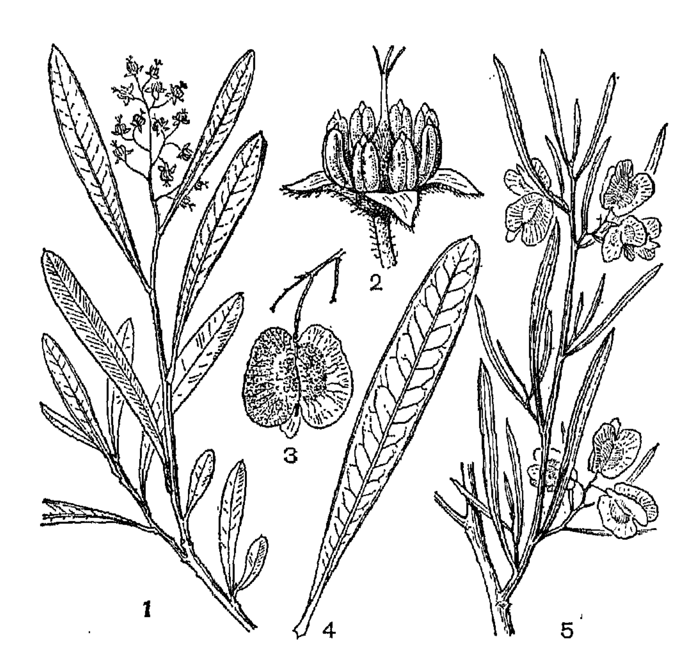



Рис. 134. Сапиндовые.

Додонея утонченная (Dodonaea attenuata): *1* — ветвь с листьями и соцветием; *2* — цветок; *3* — крылатый плод; *4* — лист. Додонея липкая (D. viscosa): *5* — часть ветви с плодами и листьями.

Другие роды почти целиком сосредоточены на одном континенте, в то время как один или два их вида распространены по всей тропической зоне. Таковы *додонея* (Dodonaea, рис. 134) и *кардиоспермум* (Cardiospermum).

Большинство сапиндовых — древесные растения. Среди них, кроме обычных деревьев и кустарников, немало деревянистых лиан. Лишь немногие сапиндовые — травянистые лианы и прямостебельные травы. Листья сапиндовых очередные, вечнозеленые и опадающие, большей частью сложные (перистые и тройчатые), редко простые. Цветки собраны в пирамидально-метельчатые и в простые или сложные кистевидные соцветия, изредка цветки одиночные, небольшие, актиноморфные или косозигоморфные, обычно однополые, большей частью однодомные, редко обоеполые. Чашелистиков 4 или 5, свободных или более или менее сросшихся, обычно неравных по величине, опадающих или остающихся при плоде. Лепестков 4 или 5, редко 3 или больше 5, свободных, с ноготком, часто с придатком (см. рис. 134); реже лепестки отсутствуют. В симметричном цветке пятый лепесток часто подавляется в процессе роста и венчик кажется поэтому четырехчленным. С внутренней стороны лепестки часто снабжены чешуйками или волосками, прикрывающими нектарники. Очень редко цветки сапиндовых безлепестны. Нектарный диск в цветках хорошо развит, обычно кольцевой, иногда однобокий, экстрастаминальный (за исключением додонеи, у которой диск интрастаминальный). Различные роды сапиндовых имеют особенности в строении диска. Тычинок от 6 до 12, часто 7 или 8, в двух кругах, свободных или сросшихся основаниями. В женских цветках тычинки короткие и стерильные или полностью редуцированы. Гинецей синкарпный, обычно из 3 плодолистиков (редко из 2 или 4—6), в мужских цветках рудиментарный. Рыльце простое или лопастное, или рылец три. Завязь верхняя, обычно 3-гнездная. В каждом гнезде обычно 1, реже 2 семязачатка.

Плоды сапиндовых очень разнообразны, причем для части родов характерен один какой-либо тип плода (например, вздутая кожистая коробочка для всех видов кёльрёйтерии). В других случаях разнообразие плодов проявляется даже внутри одного рода. Так, для 13 секций рода *пауллиния* (Paullinia) можно насчитать около десятка типов плодов: крылатых и бескрылых, шиповатых и гладких. Наиболее распространены у сапиндовых коробочки с кожистой оболочкой. Вздутые коробочки различных родов сапиндовых часто имеют дополнительное устройство, способствующее дальнему их разносу,— оторочки (крылья) различной формы и величины. Обычны также ягодообразные, костянковидные, ореховидные плоды. Весьма любопытны кленоподобные плоды сапиндовых. Так, плоды *диатеноптерикса* (Diatenopteryx) почти точно копируют плоды клена: они состоят из двух (что необычно для семейства сапиндовых) однокрылых плодиков (рис. 135). Только тонкая часть крыла у плодиков клена — это их внутренняя сторона, а у плодиков диатеноптерикса внешняя.

Еще один примечательный род сапиндовых — *тинуйя* (Thinouia) — имеет плоды из трех плодиков. Каждый плодик, будучи отделен от плода, представляет собой крылатку, подобную крылатке клена (с той же поправкой, что и для диатеноптерикса), но три плодика тинуйи, сросшиеся по всей длине крыла друг с другом и с удлиненной верхней частью гинецея (все сооружение венчает остающееся трехлопастное рыльце), образуют оригинальный летательный аппарат, совершенно несходный с кленовым (рис. 135, *2*). У плодов сапиндуса, как правило, развиваются лишь два или только один костянковидный плодик (из трех), несущий на себе бугорки — рудименты неразвившихся плодиков (табл. 37, рис. 135, *8*).

Эндосперм в семенах скудный или чаще отсутствует. Семена часто снабжены ариллусом. Впрочем, у сапиндовых, кроме истинных ариллусов встречаются также различного типа псевдоариллусы (образования, имитирующие ариллус). Ариллусы и псевдоариллусы многих са-

пиндовых очень сочны, обладают нежным ароматом, сладким или кисло-сладким вкусом; их широко используют в тропических странах как пищевой продукт.

Семейство сапиндовые делится на два подсемейства — додонеевые (Dodonaeoideae) и собственно сапиндовые (Sapindoideae). Главным различительным признаком подсемейства является количество семязачатков в гнезде завязи (у додонеевых по два или больше, а у сапиндовых по одному).

Подсемейство додонеевых подразделяется, в свою очередь, на 5 триб. Триба кёльрёйтериевых (Koelreuterieae) состоит из 3 небольших родов, распространенных в Азии и Африке. Самый известный из них — кёльрёйтерия. Виды кёльрёйтерии обитают в Восточной Азии. *Кёльрёйтерия двоякоперистая* (K. bipinnata) — листопадное дерево высотой до 20 м, со сложными двоякоперистыми листьями. Первый порядок расчленения листа — парноперистый, второй (расчленение листочков на сегменты) — непарноперистый. Сегменты с мелкими зубчиками на немногих крупных зубцах. Благодаря троекратному расчленению листья кёльрёйтерии очень красивы по очертанию (табл. 37). Кёльрёйтерия достигает пика своей красоты в середине лета, в период цветения, когда ее темно-зеленая крона покрывается многочисленными и довольно крупными (для сапиндовых) желтыми цветками. Процесс развития плодов продлевает красоту кёльрёйтерии до глубокой осени. Вначале крупные плоды кёльрёйтерии выделяются на фоне листвы благодаря светло-зеленому цвету, затем они желтеют (это очень эффектная стадия, табл. 37), а в зрелом состоянии пробретают благородную темно-коричневую окраску. Именно декоративные качества кёльрёйтерии являются причиной ее широкого распространения в культуре стран с тепло-умеренным и субтропическим климатом.

Из 60 видов додонеи, самого большого рода трибы додонеевых (Dodonaeeae), 55 австралийские, 3 гавайские, один является эндемиком Мадагаскара, а *додонея липкая* (Dodonaea viscosa, см. рис. 134) имеет пантропическое распространение. Додонея липкая — небольшое вечнозеленое дерево или кустарник. Ее легко отличить от других сапиндовых благодаря особенности ее ивоподобных (узких, длинных, цельнокрайных) листьев — они липкие на ощупь. Отметим попутно, что додонеи имеют простые листья (редкий случай среди сапиндовых). У многих австралийских видов додонеи листья с завернутыми краями, чем напоминают сабельник. У других, например у *додонеи сосноволистной* (D. pinifolia) и *додонеи папоротниколистной* (D. filifolia), они столь узкие

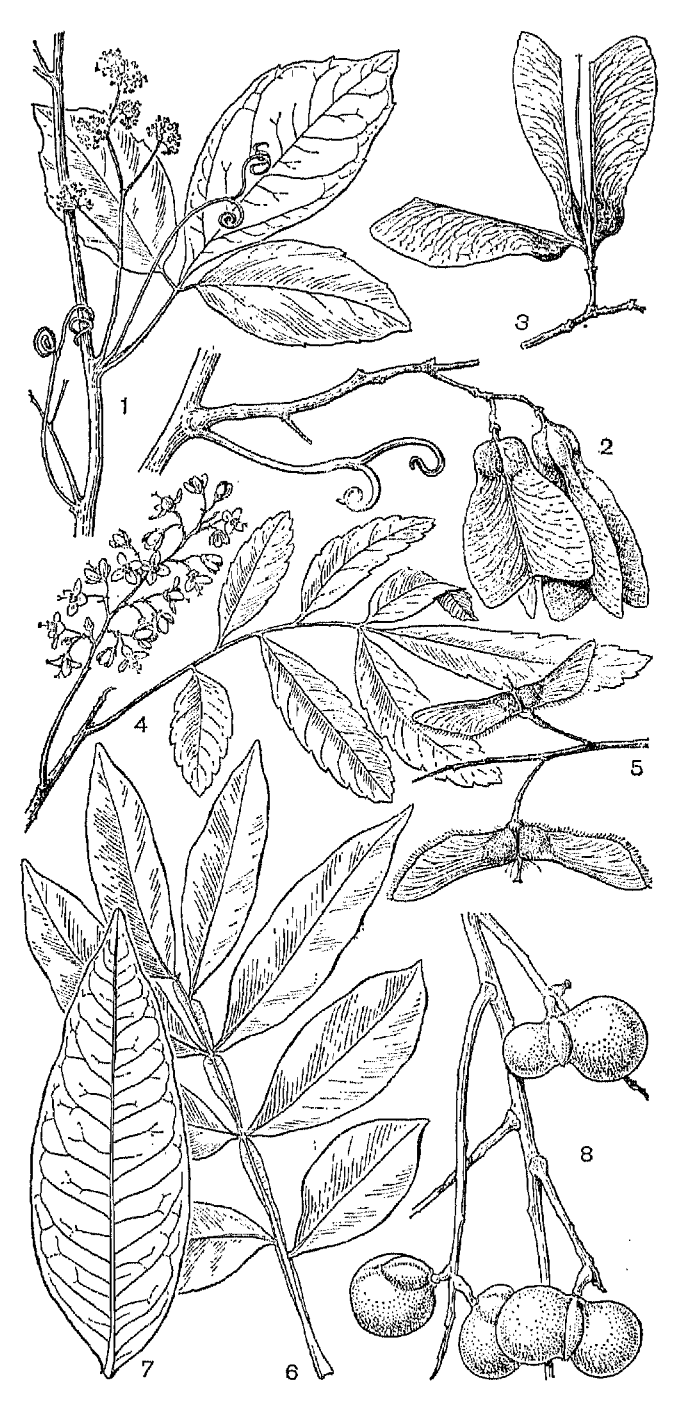


Рис. 135. Сапиндовые.

Тинуйя лазящая (Thinouia scandens): *1* — часть ветви с листом, усиками и соцветием; *2* — часть ветви с усиком и плодами; *3* — плод, распавшийся на отдельные крылатки. Диатеноптерикс рябинолистный (Diatenopteryx sorbifolia): *4* — побег с листом и соцветием; *5* — часть побега с кленоподобными двукрылатками. Сапиндус мыльнянка (Sapindus saponaria): *6* — лист с окрыленным рахисом; *7* — листочек; *8* — часть ветви с костянковидными плодами.

и длинные, что их трудно признать с первого взгляда за листья.

К трибе доратоксилоновых (Doratoxyleae) относятся монотипный вест-индско-флоридский род *гипелате* (Hypelate), небольшой африкано-азиатский род *филициум* (Filicium) и др. По числу родов это самая большая триба в подсемействе.

К трибе гарпуллиевых (Harpullieae) относятся монотипный род *делавэя* (Delavaya) из Юго-Западного Китая, сближаемый многими исследователями с *диптеронией* (Dipteronia) из кленовых, монотипный род *унгнадия* (Ungnadia), обитающий в Северной Америке, считающийся связующим звеном между сапиндовыми и конскокаштановыми, упомянутый выше внетропический род ксантоцерас и некоторые другие.

Подсемейство сапиндовые подразделено на 9 триб. Триба пауллиниевые (Paullinieae) почти целиком представлена лианами. Она невелика, но в ее состав входят два самых крупных рода семейства — *сержания* (Serjania, рис. 136, 215 видов) и *пауллиния* (Paullinia, 194 вида). Виды сержании — обитатели тропической Америки (от 30° с. ш. до 35° ю. ш.). Они предпочитают населять открытые, даже засоренные местообитания и окраины леса. Виды пауллинии, напротив, населяют преимущественно внутренность лесов тропической Америки (пауллиния перистая — P. . pinnata — обитает также в Западной Африке и на Мадагаскаре). Один из видов пауллинии — широко известная *гуарана* (P. cupana). Ее плоды отличаются значительным содержанием кофеина. Из них готовят тонизирующий напиток, лекарство от мигрени (паста гуарана). Кроме того, плоды гуараны служат источником желтой краски. .

К трибе пауллиниевых относится также тинуйя (12 видов) и широко известный род кардиоспермум (кустарниковые и травянистые, даже однолетние лианы). Все 14 видов кардиоспермума произрастают в субтропических и тропических областях Америки, кроме того, *кардиоспермум крупноцветковый* (C. grandiflorum) встречается в тропической Африке, а два вида являются пантропическими. Один из последних — *халикакаб* (C. halicacabum, см. рис. 136),— травянистая лиана, был описан еще К. Линнеем. Расселению кардиоспермумов, в особенности его пантропических видов, способствуют зерноядные птицы. Кроме того, считается, что их плоды (коробчатого типа, крылатые) могут распространяться океаническими течениями.

К трибе туиниевых (Thouinieae) относятся монотипный южноамериканский род диатеноптерикс (см. рис. 135) и большой (около 200 видов) пантропический род аллофилус.

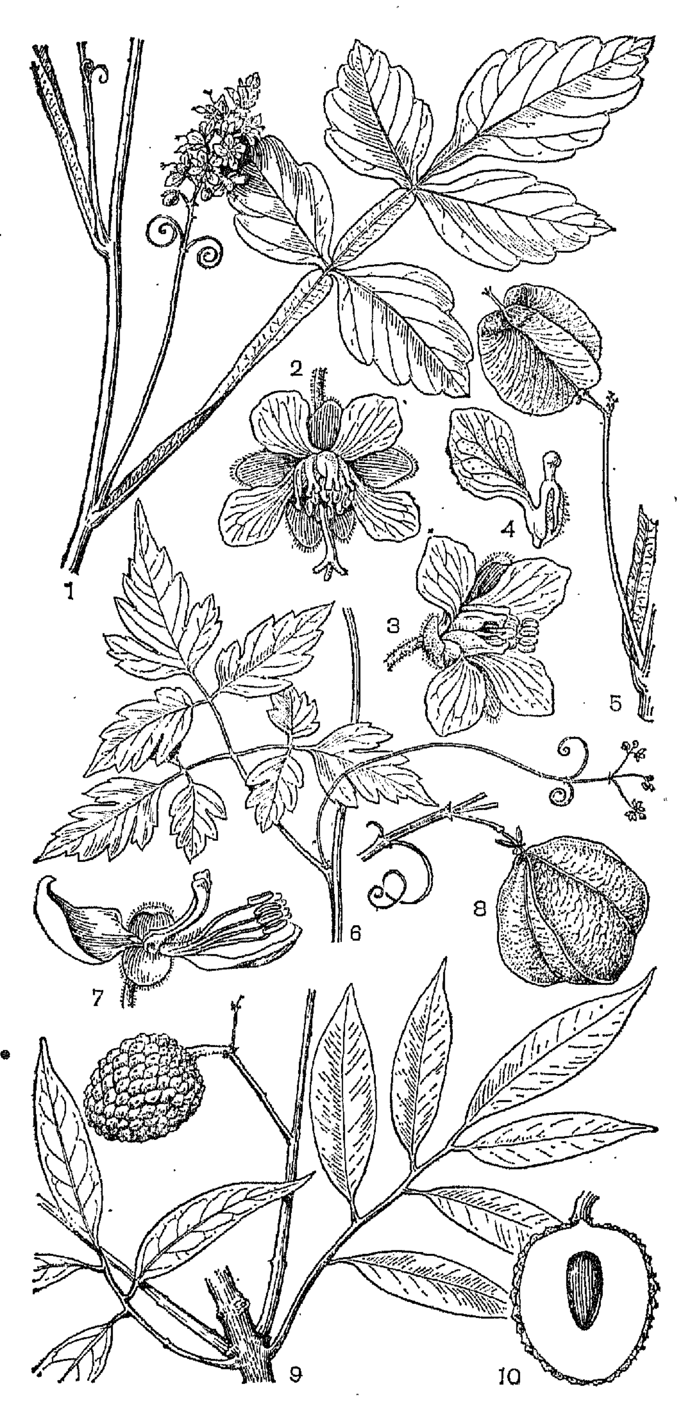



Рис. 136. Сапиндовые.

Сержания прямая (Serjania erecta): *1* — часть побега с листом и соцветием с усиками; *2* — женский цветок; *3* — мужской цветок; *4* — лепесток с придатком; *5* — часть побега с крылатым плодом. Халикакаб (Cardiospermum halicacabum): *6* — часть ветви с листом и соцветием с усиками; *7* — цветок с удаленными лепестками. Кардиоспермум цельнокрайный (C. integerrimum): *8* — часть побега с усиками и с плодом-коробочкой. Личи китайская (Litchi chinensis): *9* — часть ветви с листьями и плодом; *10* — схематический разрез плода.

Из трибы собственно сапиндовых (Sapindeae) упомянем лишь род сапиндус, или индейское мыло. Он был назван так К. Линнеем (sapindus — сокращение от лат. sapo — мыло и indicus — индейский), который знал, что индейцы с помощью плодов *сапиндуса мыльнянки* (S. saponaria, рис. 135) отбеливают ткани. Моющие свойства плодов сапиндуса обязаны сапонину. Сапонин содержится и в других частях сапиндусов, а также у других сапиндовых. Он известен своим отравляющим действием на рыб, является основой многих лекарственных средств. В роде сапиндус 13 видов. Все они небольшие деревья или кустарники. В Америке обитают три вида, на Гавайских островах — один, в Океании — три и шесть (среди них *сапиндус мукуроси* — S. mukorossi, табл. 37) — в Гималаях и в Восточной Азии. Такое широкое расселение небольшого рода обычно объясняют как деятельностью летучих мышей, распространяющих семена, так и океаническими течениями. Последнее предположение не является невероятным, ибо семена сапиндуса обладают очень прочной оболочкой (из них делают браслеты, ожерелья и четки).

Очень интересным представителем трибы меликокковых (Melicocceae) является *испанский лайм*, или *меликоккус двупарный* (Melicoccus bijugatus), обитающий в тропических областях Америки. Это высокое дерево с парноперистыми листьями из 4, реже из 2 или 6 листочков (на нижних ветвях листья могут быть простыми). Листочки бумажистые или почти кожистые. Характеризуя это растение, одни ботаники называют его вечнозеленым, другие — листопадным. По отношению к растению в целом верна его характеристика как вечнозеленого: дерево меликоккуса не бывает безлистным. Но меликоккусы ежегодно полностью обновляют листву. В этом смысле они листопадны. Особенно эффектно листопад происходит в дождливое время, весной, когда у меликоккуса за 48 ч вырастают новые листья и распускаются цветки. К концу вторых суток вся старая листва опадает в зеленом еще состоянии, устилая землю под деревьями сплошным ковром. Цветки меликоккуса испускают очень приятный и сильный запах. Распространяясь на большое расстояние, он привлекает рои пчел. Кроме пчел, к меликоккусу слетаются и колибри, питающиеся его нектаром. Однако латинское название рода (от греч. meli — мед и kokkos — семя) связано не с медоносностью растения, а с чрезвычайно привлекательным кисло-сладким вкусом семенной оболочки меликоккуса.

В трибе нефелиумовых (Nephelieae) отметим 3 близких рода, виды которых имеют пищевое значение в субтропических и тропических странах, особенно в Азии, откуда они родом: *нефелиум* (Nephelium), *эвфорию* (Euphoria) и *личи* (Litchi). Из около 30 видов индо-малезийского рода нефелиум хорошо известен *рамбутан* (N. lappaceum) — малайский вид, широко культивируемый в тропических странах ради его исключительно вкусных плодов. Из 14 видов эвфории наиболее известен *лонган* (E. longana), часто культивируемый в тропиках из-за съедобного ариллуса. Его темного цвета семена имеют светлый рубчик, напоминающий глаз, что и послужило основой для местного названия растения, лонган (в переводе с китайского — око дракона). Некоторые ботаники относят этот вид к роду *нефелиум* (Nephelium longana).

Еще более популярная *личи китайская* (L. chinensis, рис. 136) единственный вид рода (с тремя подвидами, которые иногда возводят в ранг видов). Некоторые ботаники включают личи в род нефелиум. У личи съедобен не только ариллус, но и сами семена (в поджаренном виде). Личи китайская обитает в Южном Китае. Это обычно невысокие (до 15 м) деревья, ствол которых достигает значительной толщины (до 1 м, а в культуре при возрасте 800 лет и до 3 м). Плоды личи односемянные, в кистях по 6—20, яйцевидные, длиной до 3,5 см, с кожистой, а при созревании с хрупкой скорлуповидной оболочкой красно-коричневого или розового цвета (внешне напоминают крупную садовую землянику). Ариллус семян личи представляет собой в зрелом состоянии желеобразную полупрозрачную желтоватую или розоватую мякоть, тающую во рту и обладающую винно-сладким вкусом и тонким ароматом, напоминающим розовое варенье. Личи — один из наиболее привлекательных десертных плодов. Употребляется в свежем, а также в сушеном и консервированном виде. Это национальное китайское кушанье, известное по крайней мере со II в. до н. э., когда император У Ди (Ханьская династия) после неудачной попытки ввести личи в культуру в Северном Китае казнил всех своих садовников.

Наконец, в большой трибе (более 40 родов) купаниевых (Cupanieae) заслуживает упоминания африканский тропический род *блигия* (Blighia). Среди видов блигии самым известным является обитатель Западной Африки *блигия вкусная* (B. sapida) — высокое дерево (до 50 м) с парноперистыми листьями и грушевидными плодами красного цвета (длиной до 10 см). Съедобным в плодах блигии вкусной является ариллус.

Некоторые сапиндовые являются источником древесины, служащей для строительных целей и различного рода поделок. Это виды сапиндуса, филициума, гипелате и других родов. Стеб-

Рис. 137. Кленовые.

Клен остролистный (Acer platanoides): *1* — лист; *2* — мужской цветок (гинецей недоразвит, виден нектарный диск интрастаминального типа); *3* — женский цветок (тычинки недоразвиты). Клен лавровый (A. laurinum): *4* — часть ветви с листом и плодом-двукрылаткой. Клен граболистный (A. carpinifolium): *5* — часть побега с листом и плодом. Клен ясенелистный (A. negundo): *6* — лист; *7* — мужской цветок; *8* — женский цветок; *9* — плод-двукрылатка. Диптерония китайская (Dipteronia sinensis): *10* — плод-двукрылатка.

ли лиан из сапиндовых, например кардиоспермума, заменяют местным жителям веревки. Часть лиан из семейства сапиндовых имеет стебли, внешне напоминающие именно веревки, сплетенные из нескольких более тонких «шнуров». Эти аномальные стебли обычно и называют «скрученными» (например, у тинуйи). Стебли других лиан, внешне относительно ровные и гладкие, на поперечном разрезе оказываются как бы составленными из нескольких стел (виды сержании).

## СЕМЕЙСТВО КЛЕНОВЫЕ (ACERACEAE)

К сапиндовым очень близко стоит семейство кленовых, в котором всего 2 рода — *клен* (Acer, табл. 37) и *диптерония* (Dipteronia). Род клен состоит приблизительно из 120 видов (разные ботаники насчитывают от 110 до 160 видов), распространенных очень широко в северном полушарии — от субарктических районов в Европе и на Аляске до тропиков Центральной Америки (горы Гватемалы) и Южной Азии. В тропическую зону заходят немногие виды клена, и лишь *клен лавровый* (A. laurinum, рис. 137) проникает в южное полушарие, доходя до 10° ю. ш. (остров Тимор в Индонезии). Клены отсутствуют в диком виде в Южной Америке, в Африке (кроме ее Средиземноморского побережья), в Австралии. Нет их, как и дубов и многих других широколиственных деревьев, в Сибири. Второй род, диптерония, состоит из 2 видов, обитающих в Центральном и Восточном Китае. Все кленовые — древесные растения, большей частью листопадные, преимущественно деревья, реже кустарники. Листья у кленовых супротивные, простые или иногда сложные. Простые листья бывают лопастными или реже цельными. Сложные листья обычно перистые, с небольшим количеством листочков (3—7). Диптерония как бы продолжает этот ряд — у нее 9—15 листочков. Наконец, *клен пятилисточковый* (A. pentaphyllum, рис. 138) представляет пальчатосложный тип листьев. Цветки кленовых мелкие, собранные преимущественно в кистевидные и метельчатые соцветия, актиноморфные, чаще всего однодомные, полигамные. Обычно в цветке клена 5 чашелистиков, 5 лепестков, 8 тычинок и гинецей из 2 плодолистиков. Околоцветник большинства кленовых довольно невзрачный, блеклый, зеленого или зеленовато-желтого цвета. Но североамериканский *клен красный* (A. rubrum), оказывается, оправдывает свое название не только в осеннюю пору, когда его украшают красные листья (они могут быть также фиолетовыми и желтыми), но и весной. В это время на безлистных еще деревьях появляются

темно-красные пучки — соцветия. У некоторых экземпляров клена красного окрашены многие части цветков, да и чешуи цветочных почек у них красноватые. Особенно эффектное зрелище открывается под лупой: красными оказываются не только длинные цветоножки и околоцветник, но и раздвоенные рыльца и пыльники. А тычиночные нити и связник ярко-зеленые. Правда, при разглядывании в лупу оказываются чрезвычайно красивыми и, казалось бы, невзрачные зеленоватые и желтоватые цветки таких видов, как *клен остролистный*, или *платановидный* (A. platanoides, рис. 137), и *клен туркестанский* (A. turkestanicum). Ярко поблескивает в них выпуклый нектарный диск (разросшаяся часть цветоложа). В пору зрелости цветков он разбухает от переполняющего его густого липкого нектара (клены прекрасные медоносы). Тычинки прикреплены у одних видов непосредственно к диску (основания тычиночных нитей как бы вдавлены в него); такой диск называют интрастамильным). У других видов тычинки располагаются вокруг диска (экстрастаминальное расположение). У небольшой группы кленов тычинки располагаются и на диске и рядом с ним (амфистаминальный тип).

Плоды кленов ботаники относят к разряду многосемянных синкарпных и называют дробными, так как они распадаются на односемянные орешковидные плодики. По наличию же крыловидного выроста эпикарпия их называют крылатками, точнее, двукрылатками. И плод диптеронии двукрылатка, но с иной формой крыла (рис. 137, *10*). У кленов встречаются плоды, состоящие из 3 и более плодиков. Это навело ботаников на мысль о происхождении кленовых от сапиндовых.

Крыло при плодах кленов, несомненно, является приспособлением для их распространения. С позиции аэродинамики это один из частных случаев летательного аппарата «несущий винт». Крылатка (половинка плода), падая и вращаясь вокруг своего центра тяжести, описывает винтовую траекторию. Эффект этого движения тот же, что и у вертолета, снижающегося с отключенным двигателем: лопасти винта, вращаемые действием набегающего потока воздуха, позволяют вертолету успешно планировать. В результате вращения крылатки создается мнимая замкнутая поверхность, увеличивающая почти в 10 раз площадь крылатки, что и уменьшает скорость падения.

Крылатки кленового типа не являются привилегией одних только кленов. Аналогичны летательные аппараты у некоторых сапиндовых (рис. 134—136) и мальпигиевых (см. рис. 147). Да и семена ели и большинства сосен снабжены эксцентрично расположенным крылом.

Рис. 138. Клен пятилисточковый (Acer pentaphyllum): *1* — часть ветви с листьями (уменьш.); *2* — часть ветви с плодами-двукрылатками.

Всякий раз при наступлении осени мы поражаемся яркости ее красок. Немалую долю в красоту осени вносит клен, по крайней мере те его виды, которые меняют в это время свой зеленый наряд на багряный, на золотисто-желтый (табл. 37). Одним из первых среди наших кленов осенний вид принимает клен остролистный. Это дерево в зрелом состоянии имеет весьма обширную крону. Его крупные пальчатолопастные листья с длинными острыми зубцами на заостренных же лопастях осенью приобретают разнообразные оттенки красного и желтого цветов. Опавшие листья именно этого клена, а также *явора*, или клена *ложноплатанового* (A. pseudoplatanus), излюбленное осеннее украшение.

Весьма популярны в культуре, особенно в южных районах, изящные деревца с небольшими причудливо рассеченными (на 5—13 лопастей) листьями очень красивой окраски (не только зеленых, но и красноватых, пурпурных тонов). Это многочисленные культурные разновидности японско-корейского *клена пальчатого* (A. palmatum).

Среди широко распространенных в культуре кленов нельзя пройти мимо *клена ясенелистного*, или *американского* (A. negundo, рис. 137), вытеснившего с улиц городов севера Европы многие обычные для них древесные породы.

Чаще других древесных растений клен ясенелистный теперь можно встретить и в полупустынной и в пустынной зоне — на орошаемых арыками улицах поселков в Средней Азии и Казахстане. Такой успех пришельцу с Американского континента (культивируется в Европе с XVII в.) обеспечили не только его декоративные качества, но и неприхотливость, способность переносить задымление атмосферы и быстрый рост (достигает зрелости в 10—15 лет). Но недолговечность клена ясенелистного (он живет лишь до 60, редко до 100 лет), ломкость его ветвей, корневые отпрыски, разрушающие асфальт, обильный самосев, с которым приходится бороться как с сорняком, обилие пыльцы, вызывающей у людей аллергические реакции, вынуждают в последние годы отказаться от применения этого клена в озеленении городов и крупных населенных пунктов.

Клены — растения преимущественно горных лесов (в Северо-Восточных Гималаях встречаются до высоты 3300 м). Лишь немногие их виды спускаются на равнины. В лесах клены растут поодиночке или небольшими группами, никогда не образуя значительных по размеру чистых насаждений. Н. В. Гоголь подразумевал, скорее всего, небольшую рощу, когда писал в «Майской ночи»: «Величественно и мрачно чернел кленовый лес». Лишь несколько видов кленов и среди них *клен сахарный* (A. saccharum) могут доминировать в верхнем ярусе леса. Клен сахарный, обитающий в восточной части Северной Америки,— один из самых высоких кленов (достигает в высоту более 40 м). Лист именно клена сахарного — национальный символ канадцев. Его стилизованное изображение красуется и на куртках канадских хоккеистов и на флаге Канады. Популярности своей клен сахарный обязан, впрочем, вовсе не декоративным качествам. Некогда, до экспансии в Америку сахарного тростника (вскоре после плаваний Колумба), клен сахарный был важнейшим источником сахара для аборигенов, а потом и для первых белых поселенцев. Производство кленового сахара, сиропа, патоки, а также кленового пива развилось в XIX в. в особую отрасль промышленности, особенно в Канаде. В наши дни добыча сахара из кленового сока сделалась типично туристской отраслью.

Выделение кленового сока происходит весной, до цветения и распускания листьев. Это так называемый плач растений. Он вполне аналогичен подобному же явлению у березы и свойствен также другим видам кленов, например явору и клену остролистному.

Клен остролистный широко распространен в дубравах Восточной Европы вместе с липой, ясенем и ольхой. Он переходит и на восточный склон Урала (в южной его части). Обитателями дубрав являются *клен татарский*, или *черноклен* (A. tataricum), и *клен полевой*, или *неклен* (A. campestre). В северной части своих ареалов эти клены растут в смешанных лесах.

Многими видами вместе с разнообразными аралиевыми представлен клен в широколиственных лесах из *дуба монгольского* (Quercus mongolica) в Маньчжурской флористической провинции: *клен мелколистный*, или *моно* (A. mono), *клен маньчжурский* (A. mandshuricum), *клен покровный* (A. tegmentosum, табл. 37), *клен бородчатый* (A. barbinerve) и др. Еще больше кленов в Японии и на полуострове Корея. Но особенно много их в Китае — более половины всех видов рода. Эндемиком Центрального Китая является, например, *клен Давида* (A. davidii).

## СЕМЕЙСТВО КОНСКОКАШТАНОВЫЕ (HIPPOCASTANACEAE)

В семействе 2 рода — *эскулус* (Aesculus) и *биллия* (Billia) — и 15 видов. Конскокаштановые — деревья, реже кустарники. Виды эскулуса произрастают в умеренной и субтропической зонах северного полушария, а также в горных тропических лесах Юго-Восточной Азии, 2 вида биллии — в тропиках Центральной и Южной Америки (карта 10).

Название семейства произведено от неупотребляемого ныне родового названия Hippocastanum, которое является синонимом названия Aesculus. В переводе с латинского hippocastanum означает «конский каштан», а aesculus (производное от глагола aesco — есть) — «съедобный». Забавно, что словом aesculus древние римляне обозначали дуб по причине хорошего вкуса желудей. Скорее всего это был дуб черешчатый, для которого К. Линней предложил, помимо широко известного латинского обозначения Quercus robur также и Quercus aesculus. Плоды же конского каштана как раз несъедобны. Видимо, эпитет «конский» к ним применили для отличения их от внешне на них похожих съедобных плодов *настоящего каштана* (Castanea sativa). Но плоды у этих растений, в сущности, разного типа. Плод настоящего каштана ореховидный, темно-коричневого цвета, с гладкой оболочкой, целиком заключен в сильно разросшуюся шиповатую плюску. Плод *конского каштана* (Aesculus hippocastanum) — шиповатая или бородавчатая снаружи коробочка, обычно содержащая одно крупное семя темно-коричневого цвета.

Плюска настоящего каштана (развившийся в мощную структуру прицветник) сходна с оболочкой плода конского каштана, а плод настоящего каштана — с семенем

конского. Такое сходство биологи называют конвергентным.

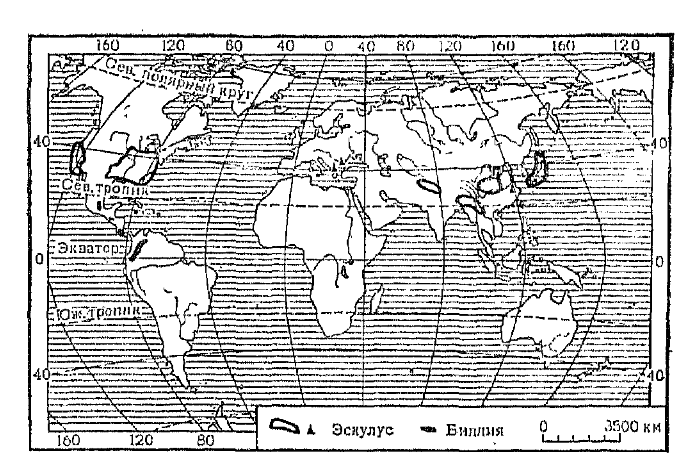
Обычно род Aesculus называют по-русски конским каштаном. Мы примем здесь название «конский каштан» только для одного вида *эскулуса обыкновенного* (A. hippocastanum). Это чрезвычайно привлекательные деревья с компактной и обширной пирамидальной кроной. Конский каштан широко применяют для обсадки дорог и улиц и как одно из обязательных парковых деревьев практически во всех странах северного полушария. Знаменитая Кленовая улица в Ленинграде, открывающая вид на памятник Петру I у Инженерного замка, обсажена великолепными экземплярами конского каштана. Конские каштаны декоративны в течение всей вегетации. Ранней весной, пока листья еще только разворачиваются и свисают будто завядшие, нас пленяет их особая нежная красота. Потом листья разовьются в огромные темно-зеленые веера: на длинном черешке 5—7 пальчаторасположенных зубчатых листочков разной величины. Экономно распростертые в пространстве, они лишний раз демонстрируют явление листовой мозаики. В одном лишь листовом наряде конский каштан красив до глубокой осени. Но особенно он эффектен в начале лета, когда его крупные соцветия точно свечи вспыхивают в темной листве (табл. 37). А осенью глаз радуют крупные плоды, вооруженные длинными или короткими, тупыми или острыми шипами. Растрескиваясь, плоды обнажают большое темно-коричневое, будто отполированное семя.

Пирамидальной формы соцветие конского каштана ботаники называют тирсом.

Цветки у всех представителей конскокаштановых довольно крупные, ярко окрашенные, зигоморфные, обоеполые (но верхние цветки в соцветии иногда мужские). В цветке 5 черепитчато расположенных чашелистиков, свободных или частично сросшихся. Лепестков 4 или 5, свободных, неравной величины, с ноготками, черепитчато расположенных. Нектарный диск экстрастаминальный, часто однобокий. Тычинок 5—8, свободных, с интрорзными пыльниками. Гинецей синкарпный, состоящий из 3 плодолистиков. Завязь верхняя, 3-гнездная, с 2 семязачатками в каждом гнезде. Плоды коробчатые, обычно одногнездные и односемянные. Семена очень крупные.

Листья конскокаштановых не имеют прилистников, опадающие, пальчатосложные из 5—11 зубчатых листочков (у эскулуса) и вечнозеленые, тройчатосложные с цельнокрайними листочками (у биллии).

На белых лепестках конского каштана бросаются в глаза разноцветные пятна. Если проследить за отдельными цветками, мы заметим,




Карта 10. Ареалы родов эскулус и биллия.

что вначале все пятна желтые, затем они становятся оранжевыми и наконец карминно-красными. Интересно, что изменение цвета пятна сопровождается и изменением запаха, исходящего из этого пятна. Но еще более интересно, что желтый цвет пятна с его особенным запахом — сигнал для посетителей цветка (пчел, бабочек), означающий наличие нектара (на оранжевой и красной стадиях нектар уже отсутствует). В опылении большинства видов эскулус участвуют пчелы или бабочки. Несколько особняком стоит эндемик Джорджии и Алабамы (США) *эскулус мелкоцветковый* (A. parviflora), который опыляется как ночными бабочками, так и краснозобым колибри.

Конские каштаны начали разводить в Европе с 1576 г., когда были получены их семена из Константинополя. Но через 200 лет, когда конские каштаны уже покорили Европу и проникли в Северную Америку (хотя там были свои природные виды рода эскулус), никто не помнил, с чего началось расселение этого растения. Родиной конского каштана называли и Индию, и Северную Америку. И лишь в начале XIX в. было достоверно установлено, что у этого растения, так широко распространенного в культуре, естественный ареал — самый маленький среди всех видов эскулуса (карта 10). Конский каштан растет в диком состоянии в горных лесах на юге Балканского полуострова (в Албании, Греции и Болгарии) вместе с ольхой, ясенем и кленом.

В роде эскулус 13 видов. Они распределены ботаниками по 5 секциям. В секции эскулус (Aesculus) рода эскулус, кроме конского каштана, еще один вид — японский *эскулус конический* (A. turbinata). Ареалы 5 видов секции калотирсус (Calothyrsus) разобщены: 1 вид американский — *эскулус калифорнийский* (A. cali-

Рис. 139. Эскулус гладкий (Aesculus glabra):

1 — побег с молодыми листьями и соцветием; 2 — женский цветок; 3 — мужской цветок в разрезе, виден недоразвитый гинецей; 4 — развивающийся плод.

Рис. 140. Бретшнейдера китайская (Bretschneidera sinensis):

1 — часть ветви с листом и соцветием (уменьш.); 2 — цветок; 3 — цветок в разрезе; 4 — листочек.

fornica), остальные 4 — азиатские, обитающие в Гималаях, в Индии, Китае и других странах Южной Азии. Среди них широко известный *эскулус индийский* (A. indica), 3 остальных секции являются целиком американскими, 2 из них монотипны, а к третьей секции — павия (Pavia) — относятся 4 вида, в том числе *эскулус гладкий* (A. glabra, рис. 139). Это дерево или кустарник, встречающийся в центральных и восточных штатах США. Эскулус гладкий предпочитает поймы рек или известковистые склоны холмов.

Ареал всего рода эскулус является разорванным. Сам по себе этот факт и прямые палеоботанические свидетельства говорят о более широком распространении рода эскулус в геологическом прошлом.

Семейство конскокаштановых близкородственно сапиндовым и, по-видимому, бретшнейдеровым.

## СЕМЕЙСТВО БРЕТШНЕЙДЕРОВЫЕ (BRETSCHNEIDERACEAE)

В семействе один род *бретшнейдера* (Bretschneidera) с единственным видом *бретшнейдерой китайской* (B. sinensis, рис. 140) обитает в горных лесах Юньнани, Юго-Западного и Южного Китая. Род бретшнейдера был описан английским ботаником У. В. Хемсли в 1901 г. и назван им в честь известного исследователя китайской флоры петербургского ботаника, географа и синолога Э. В. Бретшнейдера, долгие годы работавшего врачом русских посольств в Тегеране и Пекине.

Бретшнейдера китайская — весьма декоративное небольшое дерево, внешне напоминающее бобовое из родства кассии. Листья бретшнейдеры сложные, непарноперистые, с 9—17 цельнокрайными листочками, без прилистников. Крупные цветки собраны в прямые верхушечные кисти. Они слегка зигоморфные, обоеполые, бело-розовые. Чашечка из 5 сросшихся чашелистиков, ширококолокольчатая. Венчик из 5 лепестков неравной величины, прикрепленных к трубке чашечки. Диск отсутствует или очень тонкий. Тычинок 8, свободных, с тонкими пушистыми нитями. Гинецей из 3 плодолистиков, с длинным простым согнутым столбиком и головчатым рыльцем. Завязь верхняя, с 2 семязачатками в каждом гнезде. Плод — коробочка. Семена красные, с большим зародышем, без эндосперма.

## СЕМЕЙСТВО САБИЕВЫЕ (SABIACEAE)

С сапиндовыми обнаруживает некоторое родство небольшое семейство сабиевых, состоящее из 3 родов и около 45 видов. Они обитают

в Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии (на севере до Японии) и в тропической Америке (где на севере они доходят до Мексики).

Представители сабиевых — деревья, кустарники и деревянистые лианы с простыми или сложными (непарноперистыми) листьями. Цветки сабиевых собраны в метельчатые соцветия, мелкие, обоеполые или полигамно-двудомные. Чашелистиков 4—5, свободных или сросшихся у основания, неравных. Лепестков 4—5, внутренние 2 лепестка часто значительно меньше остальных. Тычинок обычно 5, свободных или прикрепленных к основаниям лепестков; все тычинки фертильные (*сабия* — Sabia) или только 2 внутренние из них фертильные, а остальные 3 меньших размеров и превращены в стаминодии. Нектарный диск мелкий, кольцевой, лопастный. Гинецей синкарпный, из 2—3 плодолистиков, с более или менее сросшимися столбиками. Завязь верхняя, с 2 (редко 1) семязачатками. Плоды костянковидные. Семена с крупным зародышем и очень скудным эндоспермом или чаще без эндосперма.

В роде сабия около 20 видов, произрастающих в Индии (на севере до умеренной зоны Гималаев), в Восточной и Юго-Восточной Азии (до Соломоновых островов). Это листопадные или вечнозеленые вьющиеся кустарники с простыми цельными листьями. Восточно-азиатская *сабия японская* (S. japonica) достигает севера Японии. Некоторые виды, как китайская *сабия Шумана* (S. schumanniana), культивируются в ботанических садах.

В роде *мелиосма* (Meliosma) около 25 видов. Он распространен в Индии (на севере до умеренной зоны Гималаев), в Юго-Восточной и Восточной Азии (на севере до Японии, где встречается 5 видов) и в тропической Америке. Листопадные или вечнозеленые деревья или кустарники с простыми или непарноперистыми листьями. Цветок мелиосмы (рис. 141) на первый взгляд кажется 3-членным, но изучение его развития показывает, что 3-членность его кажущаяся — она создается редукцией и видоизменением частей цветка. При чашечке имеется одна или две чешуйки, которые некоторыми ботаниками рассматриваются как прицветнички. На самом деле это видоизмененные чашелистики. Примыкающие изнутри к 3 лепесткам (внешним лепесткам) 3 крупные чешуи являются стаминодиями. Выросты же при 2 фертильных тычинках являются видоизмененными лепестками. Они называются внутренними лепестками. Таким образом, если учесть недоразвитые и видоизмененные части, получается нормальная 5-членная схема строения цветка мелиосмы: 4 (или 5) чашелистиков, 3 + 2 = 5 лепестков, 5 тычинок (из них 3 стаминодия, т. е. стерильных тычинки). Пяти-

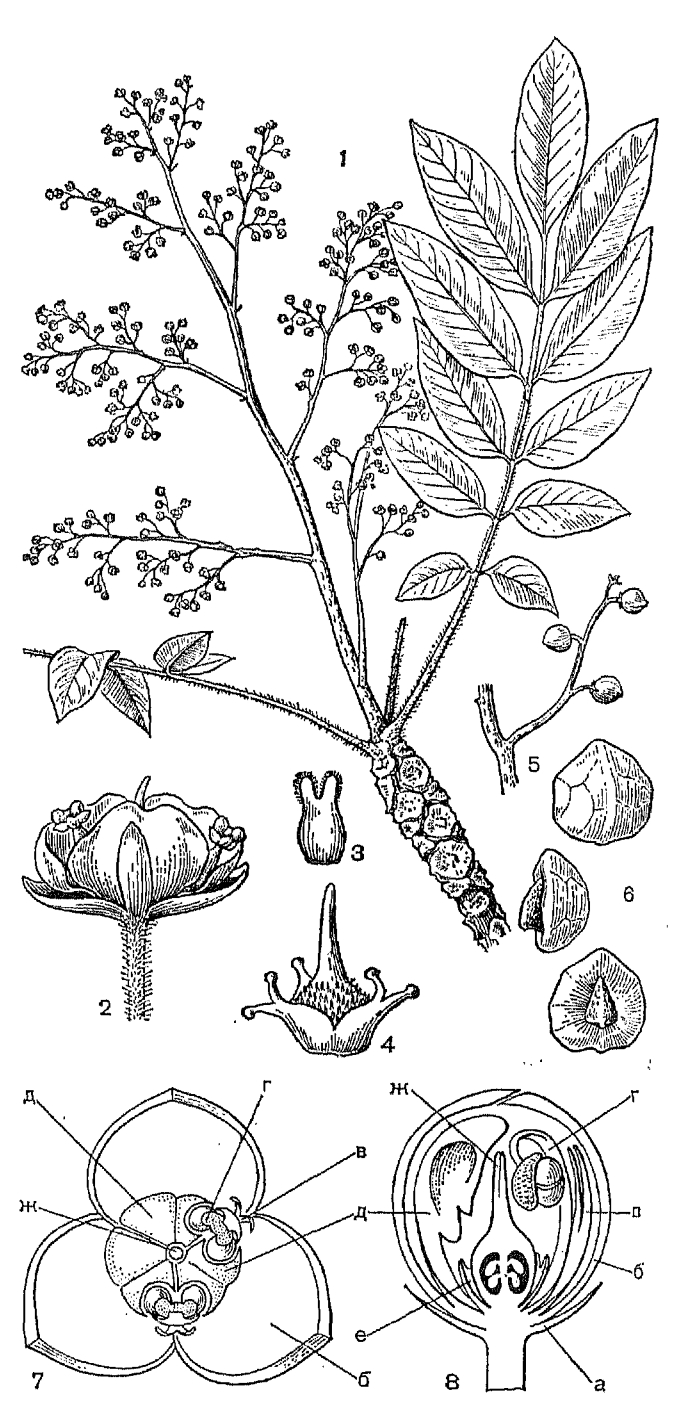



Рис. 141. Сабиевые.

Мелиосма Вича (Meliosma veitchiorum) из подрода кингсборон (Kingsboroughia): *1* — ветвь с листьями и соцветием; *2* — открытый цветок; *3* — внутренний лепесток; *4* — гинецей с окружающим его диском с 5 зубцами (4 расположены попарно); *5* — часть побега с плодами; *6* — эндокарпий (вид с трех сторон). Схемы цветка представителей подрода мелиосма (Meliosma) рода мелиосма (Meliosma): *7* — цветок в плане; *8* — нераскрывшийся цветок в разрезе; *а* — чашелистики; *б* — внешние лепестки; *в* — внутренние лепестки; *г* — фертильные тычинки; *д* — стаминодии (один из них, расположенный между фертильными тычинками, имеет два рудимента пыльников); *е* — диск; *ж* — рыльце.

членность цветка мелиосмы подтверждается также наличием в Южной Америке видов с 5 чашелистиками почти равной величины. В верхней части стаминодиев располагаются полости. Это недоразвитые, редуцированные пыльники. Степень редукции пыльников неодинакова: стаминодий, располагающийся между фертильными тычинками, несет две полости, а 2 других стаминодия — по одной. Полости выполняют определенную функцию. В нераспустившемся цветке стаминодии прикрывают пыльники фертильных тычинок. Стаминодии и фертильные тычинки плотно облекают гинецей, оставляя, впрочем, отверстие для удлиняющейся рыльцевой части. Пыльца созревает в цветке мелиосмы на стадии бутона, и пыльники лопаются в нераскрывшемся еще цветке. Именно в этот момент полости стаминодиев выполняют предназначенную им роль, не допуская рассыпания пыльцы внутри цветка. Когда цветочная почка вполне созрела, она взрывается от легчайшего прикосновения, тычинки быстро распрямляются, выбрасывая в воздух клубы пыльцы (подобное же явление наблюдается у барбариса). Разумеется, это явное свидетельство ветроопыляемости мелиосм.

Так как цветок мелиосмы достигает зрелости еще в почке, вскоре после его раскрытия тычинки и лепестки отмирают: их задачи уже выполнены. Поэтому в метелках мелиосм обычно можно встретить цветки либо в бутонах, либо в отцветшем состоянии. Описанный процесс развития цветка свойствен большей части видов рода мелиосма, а именно тех, которые относятся к подроду мелиосма (Meliosma). Сам механизм взрывания цветка у видов этого подрода в деталях не изучен. Поэтому остается неясным, почему при почти таком же устройстве цветка у видов подрода кингсбороя (Kingsboroughia) они распускаются обычным, не взрывным способом и долго остаются в раскрытом состоянии. Из трех видов подрода кингсбороя один вид — *мелиосма рыжевато-волосистая* (M. rufo-pilosa) — распространен на полуострове Малакка и в северной части Калимантана. Это редкое растение. *Мелиосма Вича* (M. veitchiorum, рис. 141), листопадное дерево высотой до 20 м, имеющее облик ореха грецкого (Juglans regia), распространено в Центральном Китае (на высотах от 1000 до 2900 м). Оно лишь местами встречается в изобилии, в целом это редкое растение. Наиболее распространенным видом является *мелиосма белая* (M. alba), имеющая разорванный ареал — она обитает в Юго-Восточной Азии и в Центральной Америке.

Третий род семейства сабиевых — *офиокарион* (Ophiocaryon), состоящий всего лишь из 2 видов, обитает в тропической Южной Америке.

Сабиевые имеют сравнительно небольшое значение в жизни человека. Лишь некоторые виды мелиосмы культивируются для декоративных целей.

## ПОРЯДОК ГЕРАНИЕВЫЕ (GERANIALES)

### СЕМЕЙСТВО ЛЬНОВЫЕ (LINACEAE)

Семейство льновых, включающее 18 родов и около 330 видов, распространено по всему земному шару, но главным образом в умеренных и субтропических его областях. Льновые — это преимущественно травы (4 рода и около 250 видов), реже деревья, кустарники и полукустарники. Довольно многие представители семейства являются древесными лианами (виды родов *гугония* — Hugonia, *дурандея* — Durandea), лазящими посредством крючковидных шипов (метаморфизированные нижние ветви соцветия), закрученных наподобие бараньих рогов (рис. 142). Листья очередные или супротивные, цельные, обычно с прилистниками, которые часто в виде стипулярных желёзок, как у *льна* (Linum). Цветки собраны в верхушечные или пазушные соцветия (кистевидные, метельчатые, пучковидные, щитковидные, симподиальные завитки у льна) или иногда одиночные. Они небольшие по размеру, редко крупные (род *рейнвардтия* — Reinwardtia), актиноморфные, обоеполые, 5-членные или иногда 4-членные. Чашелистики свободные или при основании сросшиеся, одинаковые или, как у гугонии, разные по размерам и форме, часто по краям с железистыми волосками. Лепестки свободные, разнообразной окраски, особенно у льна (синие, голубые, розовые, желтые, красные, белые, табл. 38), часто с ноготками, образующими трубку, особенно длинную у южнокитайского и индокитайского рода *тирпитция* (Tirpitzia, рис. 143); у американского рода *гесперолинон* (Hesperolinon) лепестки при основании с ушками и выростами. Тычинок 5, редко 4, одинаковой длины, или их 10—15, 5—10, или 20—25, неодинаковой длины; нити тычинок обычно расширены и более или менее высоко сросшиеся в трубку, обычно несущую снаружи нектарные желёзки; в выемках трубки между нитями фертильных тычинок часто имеются стаминодии. Гинецей синкарпный, из 5—3, редко 2 плодолистиков со свободными, редко только при основании, или почти до верхушки, или полностью сросшимися столбиками; завязь

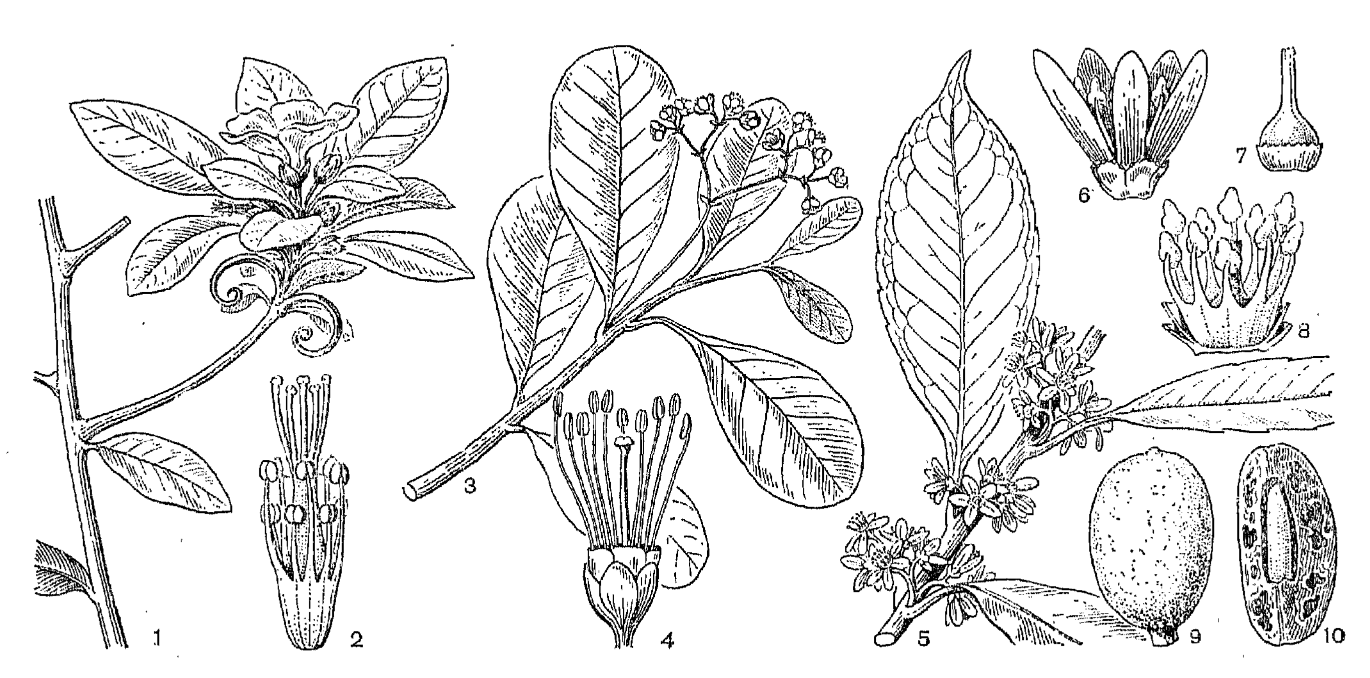



Рис. 142. Льновые и хумириевые.

*Гугония таинственная* (Hugonia mystax): *1* — ветвь с цветками и изогнутыми шипами на стебле. *Дюрандея пятипестичная* (Durandea pentagyna): *2* — андроцей и гинецей. *Иксонантес папуасский* (Ixonanthes papuana): *3* — ветвь растения с цветками; *4* — цветок. *Сакоглоттис амазонский* (Sacoglottis amazonica): *5* — ветвь растения с цветками; *6* — цветок; *7* — гинецей с диском; *8* — андроцей; *9* — плод; *10* — продольный разрез плода (видны семя и полости, заполненные смолистым веществом).

верхняя, 5—3(2)-гнездная, с 2—1 семязачатками в каждом гнезде; часто (например, у льна) гнезда разделены ложной (т. е. не связанной с плацентой) неполной или почти полной перегородкой. Плод большей частью септицидная коробочка, реже костянковидный или деревянистый, односемянный (род *ктенолофон* — Ctenolophon). Семена с прямым зародышем и обычно тонким эндоспермом или без эндосперма, но у азиатского рода *индорухера* (Indorouchera) он толстый; иногда семена с ариллусом или крылом.

Льновые разделяют на 3 подсемейства: ктенолофоновые (Ctenolophonoideae), собственно льновые (Linoideae) и иксонантовые (Ixonanthoideae). Подсемейство ктенолофоновых монотипное. Его единственный род ктенолофон (3 вида) включает деревья, произрастающие в Юго-Восточной Азии и тропической Африке. Подсемейство льновых (12—13 родов и около 290 видов) распространено по всему земному шару. Сюда входят все травянистые представители семейства: лен (около 230 видов), гесперолинон (12 видов), *радиола* (Radiola, 1 вид) и *анизадения* (Anisadenia, 2 вида в Гималаях и Центральном Китае). Лен произрастает главным образом в умеренных и субтропических областях обоих полушарий, но преимущественно в Старом Свете. Среди его представителей преобладают многолетние травы, немногие виды — однолетники или полукустарники, а один вид — *лен древовидный* (L. arboreum), растущий в Греции и на юго-западе Малой Азии,— кустарник высотой до 1 м. Род гесперолинон включает однолетние виды, ограниченные в своем распространении почти исключительно прибрежными районами штата Калифорния. *Радиола льновидная* (R. linoides) — мелкий однолетник, имеет самый обширный, из всех льновых ареал, встречаясь в Европе, Средиземноморье, в умеренных областях Азии и горах тропической Африки. Из 8 древесных родов этого подсемейства два произрастают в тропической Америке, а остальные — в Старом Свете, в тропической и отчасти субтропической Азии, а также в тропической Африке, Новой Гвинее, Новой Каледонии и островах Фиджи. Среди них много лиан (роды гугония — 40 видов, индорухера и др.). Род индорухера (3 вида в Индокитае), являющийся самым примитивным не только в семействе льновых, но и во всем порядке гераниевых, включает и деревья. Подсемейство иксонантовых (5 родов и около 35 видов) распространено в тропиках Старого и Нового Света. Из наиболее крупных родов отметим *иксонантес* (Ixonanthes, 12 видов), представленный деревьями, обитающими в тропической Азии и Новой Гвинее.

Древесные представители льновых растут преимущественно в тропических лесах и кустар-

Рис. 143. Льновые.

Лен крупноцветковый (Linum grandiflorum): *1* — часть растения с цветками и плодом; *2* — андроцей и гинецей; *3* — гинецей. Лен культурный (L. usitatissimum): *4* — часть растения с цветками и плодом; *5* — растрескивающаяся коробочка. Лен-долгунец: *6* — общий вид растения. Лен-кудряш: *7* — общий вид растения. Тирпитция китайская (Tirpitzia sinensis): *8* — цветок. Анизадения наскальная (Anisadenia saxatilis): *9* — общий вид растения с цветками.

пиковых зарослях. В крайне жарких и сухих климатических условиях Калифорнии и прилегающих районов на крутых серпентиновых склонах в поясе чапарали (заросли вечнозеленых кустарников) обитают все виды гесперолинона.

В довольно разнообразных экологических условиях встречаются льны. Чаще всего они обитают на сухих каменистых, глинистых, известняковых и травянистых склонах, в кустарниках, горных степях, на субальпийских и альпийских лугах, а иногда даже на засоленных болотах.

Сведения об опылении льновых имеются только в отношении их травянистых представителей. Многим но преимущественно многолетним льнам свойственна диморфная гетеростилия (см. первоцвет). Впервые она была замечена у *льна многолетнего* (L. perenne) монографом рода Планшоном в 1848 г. Ч. Дарвин (1864), детально изучавший гетеростильные виды из разных семейств (например, первоцвет, дербенник), установил, что у льна многолетнего и длинностолбиковые и короткостолбиковые формы являются самостерильными, т. е. у них при опылении рылец пыльцой того же самого цветка семян не образуется. Последующими исследователями этот вывод был подтвержден как на льне многолетнем, так и на других видах. Было доказано, что, в отличие от гетеростильных первоцветов, у которых наблюдается частичная самосовместимость (самофертильность), гетеростильные льны обладают полной самонесовместимостью. Опылителями льнов являются шмели, медоносные пчелы, цветочные мухи и трипсы. Полагают, что некоторую роль играет и ветер. При перекрестном опылении у гетеростильных льнов, так же как и у первоцвета и других гетеростильных растений, наилучшие результаты получаются при так называемом законном, легитимном опылении, т. е. когда на рыльца одного цветка попадает пыльца от пыльников другого цветка, находящихся на одном с ними уровне (см. схему легитимного перекрестного опыления у первоцвета). Пыльцевые зерна гетеростильных льнов, подобно гетеростильным представителям других семейств, обладают диморфизмом. Но они различаются не по размеру, как у первоцвета, а по скульптуре экзины, подобно кермеку и армерии из семейства плюмбаговых. Среди льнов нередки и гомостильные виды. Их цветки самофертильны, и самоопыление является у них преобладающим способом опыления. Пыльцевые зерна гомостильных видов имеют такую же скульптуру, как у короткостолбиковой формы гетеростильных видов. Рыльца у них расположены на одном уровне с пыльниками (см. рис. 143). Гомостильными

являются все североамериканские (40 видов) и южноамериканские (17 видов) представители льна. Из европейских льнов назовем *лен узколистный* (L. angustifolium), *лен слабительный* (L. catharticum), из североафриканских — *лен крупноцветковый* (L. grandiflorum, рис. 143). Гомостилия свойственна и *культурному льну* (L. usitatissimum). Рыльца у него достигают зрелости еще в бутоне, за 1—2 дня до распускания цветка, а вскрывание пыльников происходит в период его раскрытия. К этому времени пыльники, расположенные прежде ниже рылец, достигают их уровня и находятся в контакте с ними в течение всего периода цветения. Лен культурный — это преимущественно самоопыляющееся растение. Но у него может происходить и перекрестное опыление. Опытами с искусственным перекрестным опылением установлено, что в этом случае развиваются более жизнеспособные семена.

Интересно заметить, что однолетние виды льна, эволюционно более молодые, чем многолетние, являются, как правило, гомостильными. Подсчитано, что из 36 видов европейских льнов 22 вида — гетеростильные многолетники и только 4 — гомостильные многолетники, 7 видов — гомостильные однолетники и 3 — гетеростильные однолетники. На основании этого был сделан вывод, что гетеростилия является у льнов первичной, т. е. более примитивным признаком, чем гомостилия. Полагают, что и у кислицы гомостильные виды произошли от гетеростильных, и у армерии мономорфные виды являются производными видов с диморфными пыльцой и рыльцами. Но в отношении первоцветов существует другое мнение. Гетеростилия у них считается вторичной, а гомостилия может быть как первичной (у примитивных азиатских видов), так и вторичной, связанной с неблагоприятными условиями их произрастания (у высокогорных и арктических видов). У льнов такой тенденции не наблюдается. Например, альпийский подвид льна многолетнего такой же гетеростильный, как типовой равнинный подвид. В популяциях гетеростильных льнов не встречаются гомостильные особи, как, например, у первоцвета обыкновенного.

Гомостильными являются все виды (однолетники) близкого к льнам рода гесперолинон. Им свойственна так называемая псевдоклейстогамия: опыление и оплодотворение у них происходит в бутоне, до раскрывания цветка. Это связывают с тем, что цветение гесперолинона приходится на самый жаркий и сухой период, неблагоприятный для перекрестного опыления или самоопыления в раскрывшихся цветках.

Сведений о распространении диаспор льновых очень мало. Семена льна при увлажнении ослизняются и могут приклеиваться к ногам животных, телегам и т. п. и таким образом распространяться. Растений с ослизняющимися семенами очень много в пустынях Северной Африки и Аравии и в связи с этим существует мнение, что ослизнение семян является важным приспособлением для закрепления их вблизи материнского растения, где больше благоприятных условий для прорастания семян и выживания сеянцев. Возможно, что аналогичную роль ослизнение семян играет и у льна, многие виды которого свойственны сухим местообитаниям. Полагают, что *лен трехпестичный* (L. trigynum) распространяется муравьями. Крылатые семена, имеющиеся у многих видов подсемейства иксонантовых, разносятся ветром. У представителя этого же подсемейства — рода аллантоспермум (Allantospermum) — обитающего на островах Мадагаскар и Калимантан, происходит саморазбрасывание семян из внезапно вскрывающейся коробочки.

Семейство льновых дало человеку важное волокнистое и масличное растение лён культурный, широко возделываемый на всех континентах. Волокно получают из стеблей льна, масло — из семян. Из льняного волокна получают различные ткани — от брезента до батиста, широко используемые в технике и быту.

В семенах льна содержится 30—47% жирного быстро высыхающего масла, имеющего важное техническое значение. Из него приготовляют олифу, лаки, масляные краски (в том числе и для живописи); его используют для производства линолеума, клеенки, искусственной кожи, мыла. Остающийся после отжима масла льняной жмых служит ценным кормом для молочного скота. Льняное масло и сами семена применяют и в медицине. В пищу льняное масло употребляют в незначительном количестве.

Многочисленные сорта льна разделяют на 3 основные группы: лен-долгунец, или прядильный, лен-межеумок и лен-кудряш, или масличный. Лен-долгунец (рис. 143, *6*) имеет высокий стебель (70—125 см), слабо ветвящийся на верхушке. Этот лен дает наиболее ценное, длинное волокно, ради которого его главным образом и возделывают в СССР (нечерноземная зона РСФСР и Украины, БССР, Прибалтийские республики), Польше, Финляндии, Чехословакии, Франции, Бельгии, Нидерландах, Аргентине и некоторых других странах.

У льна-кудряша (рис. 143, *7*) более короткие стебли (высотой 20—50 (70) см), сильно ветвящиеся от нижней трети стебля или почти от основания, с большим количеством (до 140—150) цветков и с более крупными коробочками и семенами. Он дает высокий урожай семян, и возделывают его почти исключительно как

масличную культуру. Лен-кудряш выращивают главным образом в горных районах Индии, Аргентине, странах Западной Азии (Иран, Сирия, Палестина), в СССР (преимущественно в Казахстане, Средней Азии, в горах Закавказья, в Поволжье, степных районах Украины, в центрально-черноземных областях и на Северном Кавказе). Лен-межеумок занимает промежуточное положение между долгунцом и кудряшом, и возделывают его преимущественно на семена.

Лен является одним из древнейших культурных растений. Имеются достоверные данные, что в Египте, Сирии и Палестине льняные ткани изготовляли за 5—3 тысячелетия до н. э. Льняным полотном обвертывали египетские мумии. Среди археологических находок на юге Центральной Европы, в Швейцарии, Северной Италии и Австрии, датируемых неолитом, были обнаружены ткани, большинство из которых изготовлены из льна. Остатки льна были найдены в свайных постройках на Боденском озере, сооруженных около 3000 лет до н. э. На Руси лен известен с незапамятных времен. Семена льна, части прялок и отпечатки тканей были найдены при археологических раскопках свайного поселения на реке Модлоне в Вологодской области, относящегося к началу II тысячелетия до н. э. В X—XIII вв. лен получил повсеместное распространение, а в XIII—XVI вв. Новгород и Псков стали основными центрами выращивания и торговли льном.

В диком виде культурный лен не известен. Существует мнение, что наиболее вероятным его родоначальником является очень полиморфный вид лен узколистный (L. angustifolium) — который в древности возделывали в Средиземноморских странах наряду с льном многолетним и *льном австрийским* (L. austriacum). Родиной масличных сортов льна считают горные районы Индии. Происхождение же льнов-долгунцов связывают с северо-западными районами древней Руси. Предполагают, что долгунцы возникли от низкорослых льнов, завезенных скифами из Азии. Некоторые виды льна разводят как декоративные растения (например, лен крупноцветковый). Из других льновых имеет значение *гугония таинственная* (H. mystax), корни которой используют в Индии как противоглистное средство и от укусов змей, а также произрастающая в тропической Африке гугония туполистная (H. obtusifolia), плоды которой используют как овощ.

## СЕМЕЙСТВО ГУМИРИЕВЫЕ (HUMIRIACEAE)

Это небольшое семейство, близкостоящее к семейству льновых, включает 8 родов и около 50 видов, распространенных в тропической Америке, от Коста-Рики до Южной Бразилии, и только один вид, принадлежащий к роду *сакоглоттис* (Sacoglottis), встречается также в тропической Западной Африке. К гумириевым принадлежат вечнозеленые древесные растения от крупных деревьев до низких кустарников с очередными цельными листьями с мелкими прилистниками или без них. Цветки актиноморфные, обоеполые, 5-членные, в пазушных, редко верхушечных соцветиях. Околоцветник из коротко или более или менее высоко сросшихся чашелистиков и свободных лепестков. Тычинки от многочисленных (50—180) до 30—10, со сросшимися внизу нитями; иногда имеются стаминодии. Гинецей синкарпный, из 5(4) плодолистиков, с простым столбиком и головчатым или лопастным рыльцем. Завязь верхняя, 5-, редко 4-гнездная, с 1—2 семязачатками в каждом гнезде; основание завязи окружено диском (рис. 142, *7*). Плод костянковидный, обычно с сочным экзокарпием и очень твердым деревянистым эндокарпием, в котором часто имеются полости, заполненные смолой (рис. 142, *10*), и 1—2, редко 5 семенами. Плод вскрывается от давления, возникающего при прорастании в нем семян. Семена с прямым или немного изогнутым зародышем и мясистым или маслянистым эндоспермом. Из представителей гумириевых назовем род *вантанея* (Vantanea, 14 видов) — самый примитивный род семейства и род сакоглоттис (8 видов) — самый подвинутый, с интересным географическим распространением: один из его видов встречается по обеим сторонам Южной Атлантики. Легкие, обладающие большой плавучестью костянки (из-за наличия полостей) другого его вида — *сакоглоттиса амазонского* (S. amazonica) заносятся Гольфстримом от устья Амазонки к Азорским островам и даже к берегам Западной Европы, однако при этом они теряют всхожесть.

Практическое значение имеют *гумирия бальзамоносная* (Humiria balsamifera) и *гумирия обильноцветущая* (H. floribunda). Они дают древесину, используемую для изготовления мебели, колес, спиц, оконных рам.

## СЕМЕЙСТВО ЭРИТРОКСИЛОВЫЕ (ERYTHROXYLACEAE)

В семействе 4 рода и около 260 видов. Оно имеет пантропическое распространение, но большинство видов сосредоточено в тропической Америке — от Мексики и Кубы на севере и до юга Чили. Это небольшие деревья или кустарники с очередными или редко супротивными цельными листьями, снабженными прилистниками. Цветки мелкие, в пазушных соцветиях или обоеполые, 5-членные, актиноморфные. Чашелистики сросшиеся. Лепестки свободные, рано опадающие, на внутренней

стороне большей частью с язычковидным придатком. Тычинок 10, в 2 круга, у основания более или менее сросшихся. Опыление происходит с помощью мелких насекомых, в основном мух и жуков. Гинецей состоит из 4—3 или 2 плодолистиков, со свободными или несколько сросшимися столбиками; большей частью фертильным оказывается только один плодолистик, из которого впоследствии развивается костянковидный плодик. Плодики поедают птицы, которые и являются распространителями этих растений. Семя с прямым зародышем, с эндоспермом или редко без эндосперма.

Подавляющее большинство видов (около 250) относится к роду *эритроксилум* (Erythroxylum), встречающемуся в тропиках Старого и Нового Света, главным образом в Америке (особенно в Бразилии) и на Мадагаскаре. Это кустарники или маленькие деревья с желтовато-белыми цветками, собранными в пазушные малоцветковые соцветия. Завязь 4—3-гнездная, но только одно гнездо фертильное. Костянки эритроксилума односемянные, продолговатые, красные.

Испанцы в XVI в. узнали у индейцев о необычных качествах листьев кока (местное название *кокаинового куста* — E. coca, рис. 144). Индейцы Перу и Боливии смешивают эти листья с золой растений и известью и приготовляют однородную массу, которую медленно жуют. Это оказывает тонизирующее действие, поддерживает мышечную энергию и притупляет чувство голода и жажды. Чудесные свойства коки объясняются тем, что листья эритроксилума, особенно двух из его видов — кокаинового куста и *эритроксилума колумбийского* (E. novagranatense), — содержат в больших количествах алкалоиды: кокаин, экгонин, гигрин и кускогигрин. К полезным свойствам кокаина относится не только тонизирующее, но и местное анестезирующее действие, что нашло свое применение в зубоврачебной и хирургической практике.

По данным археологических раскопок кокаиновый куст и близкие к нему виды возделывали в Боливии и Перу еще во времена древних инков. В Европе первое живое растение кокаинового куста, привезенное французским натуралистом Жюсье из Нового Света, появилось в 1750 г. В первой половине XIX в. были заложены плантации этих растений на Яве, Мадагаскаре и в Африке. В Боливии — одном из самых древних центров возделывания кокаиновых — экспорт кокаина составляет одну из существенных статей национального дохода. Кокаин и его производные используют во многих отраслях медицины, в пищевой и парфюмерной промышленности. Однако в связи с тем, что

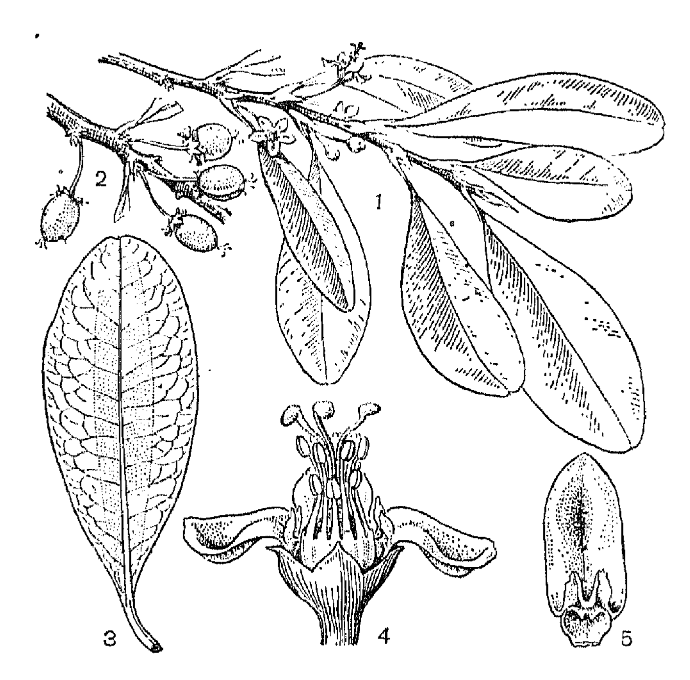



Рис. 144. Кокаиновый куст (Erythroxylum coca):
1 — ветвь с цветками; 2 — часть ветви с плодами; 3 — лист; 4 — цветок; 5 — лепесток.

неумеренное увлечение кокаином ведет к кокаинизму (один из видов наркомании), во многих странах его употребление регулируется законом. Потребление листьев кока составляет серьезную социальную проблему в странах, где издавна культивируется это растение.

Древесина некоторых видов эритроксилума отличается твердостью и прочностью и используется местным населением для изготовления мебели и для разных других целей.

## СЕМЕЙСТВО КИСЛИЧНЫЕ (OXALIDACEAE)

В тенистых еловых лесах можно встретить сплошной покров из маленьких растений с тройчатыми листочками, как у клевера, и с небольшими бело-розовыми цветками. Перед наступлением ночи или ненастной погоды листочки складываются и поникают. На вкус они кисловаты, так как содержат соли щавелевой кислоты. Отсюда и название растения — *кислица обыкновенная* (Oxalis acetosella, рис. 145). Лист этого растения — трилистник — изображен на гербе Ирландии и является эмблемой страны.

Семейство кисличных включает 8 родов и около 900 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических областях, особенно в Центральной и Южной Америке и Южной Африке. Лишь немногие их представители, как кислица обыкновенная, встречаются и в холодных областях.

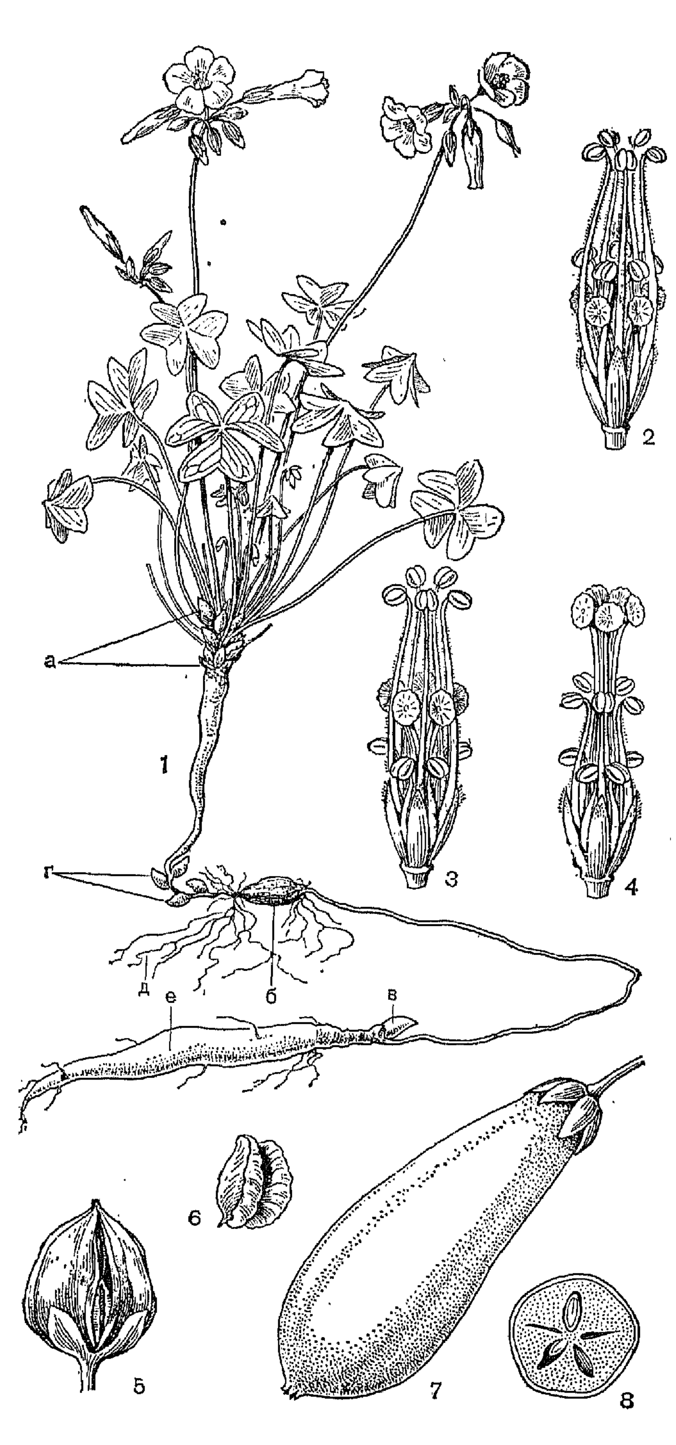



Рис. 145. Кисличные.

Кислица козья (Oxalis pes-caprae): *1* — общий вид растения: *а* — пазушные луковички в основании черешков листьев, *б* — материнская луковица подземного побега, *в* — почка возобновления, *г* — дочерние луковички, *д* — придаточные (всасывающие) корни, *е* — контрактильный (втягивающий) корень; три варианта цветков: *2* — с короткими столбиками, *3* — со средними столбиками, *4* — с длинными столбиками (лепестки удалены). Кислица обыкновенная (Oxalis acetosella): *5* — растрескавшаяся коробочка; *6* — семя с отвернутой оболочкой. Билимби (Averrhoa bilimbi): *7* — плод; *8* — поперечный разрез плода.

Кисличные обычно многолетние травы с надземным стеблем или бесстебельные с видоизмененными подземными побегами: корневищами, клубнями или луковицами, несущими придаточные корни. Корни кислицы обыкновенной заражены грибами. Гифы гриба (в данном случае фикомицеты) проникают внутрь клеток коры корня (эндотрофная микориза) и образуют там древовидные разветвления (арбускулы) или пузыревидные вздутия (везикулы). В субэпидермальных клетках тело гриба (мицелий) долго остается живым, а в слое переваривающих клеток (фагоцитах) происходит переваривание арбускул (тамнискофагия). Реже среди кисличных встречаются полукустарники, редко — небольшие деревья (тропический род *аверроа* — Averrhoa) или крупные, высотой до 30 м и диаметром около 20 см древовидные лианы (как, например, *дапания* — Dapania). Листья прикорневые или стеблевые, очередные, пальчато- или перистосложные, чаще тройчатые, иногда редуцированы до одного листочка, обычно без прилистников. Черешки листьев уплощенные и расширенные (филлодии), как у видов *акации* (Acacia), наблюдаются у некоторых бразильских видов кислицы. На их концах иногда остаются три маленьких листочка. Не только цветки кислиц закрываются к ночи или в непогоду, но и листья складываются и опускаются со сменой дня и ночи (никтинастии), при механическом раздражении (сейсмонастии), на ярком свету (фотонастии). Русский ботаник А. Ф. Баталин впервые открыл способность кислицы обыкновенной опускать листья на сильном свету и от механического раздражения. При сильном раздражении моментально складываются листья и *биофитума чувствительного* (Biophytum sensitivum). Движение листьев под влиянием перечисленных факторов происходит в результате изменения тургорного давления в клетках подушечек сочленений листьев.

Цветки кисличных одиночные или собраны в полузонтики (верхоцветные соцветия) в пазухах листьев. Иногда соцветия образуются на стволах (каулифлория). Цветки обычно обоеполые, актиноморфные, 5-членные. Чашечка состоит из свободных листочков, остающихся при плодах. Лепестки свободные или слегка сросшиеся у основания. Тычинок обычно 10, расположенных в двух кругах так, что тычинки наружного круга супротивны лепесткам, а тычинки внутреннего круга супротивны чашелистикам. У видов кислицы наружные тычинки короче внутренних. Гинецей обычно состоит из 5 сросшихся плодолистиков с пятью свободными столбиками, которые оканчиваются головчатыми рыльцами. В каждом из пяти гнезд завязи 1 или много семязачатков. Для видов

кислицы характерны цветки трех вариантов (триморфные) с различной длиной столбиков (гетеростилия): длинными (выше длинных тычинок), средними (на уровне между длинными и короткими тычинками) и короткими (короче коротких тычинок).

Цветки кисличных заметные благодаря яркой окраске (желтой, розовой, фиолетовой), посещаются пчелами, бабочками, жуками, которые осуществляют перекрестное опыление. Самоопыление исключается, так как созревание пыльцы предшествует созреванию рыльца (протандрия). Некоторые триморфные виды кислицы так высокоспециализированы, что для получения семян необходимо перекрестное опыление цветков с длинными столбиками пыльцой только от длинных тычинок. Особый случай представляет опыление цветков кислицы обыкновенной, связанной с таежным типом растительности. Цветки этого вида мономорфны, но наряду с открытыми (хазмогамными) цветками имеются закрытые (клейстогамные) цветки. У хазмогамных цветков рыльца и пыльца созревают одновременно, но они не могут прийти в соприкосновение, так как рыльца на $^1/_3$ превышают высоту пыльников. Самоопылению цветков способствуют насекомые. В том случае, когда насекомыми осуществляется случайно перекрестное опыление, завязываются семена. Клейстогамные цветки в сравнении с хазмогамными (диаметром около 2 см) очень мелкие (около 3 мм) и похожи на бутоны. Они обычно скрыты в листовой подстилке и появляются тогда, когда начинается созревание семян у хазмогамных цветков. У клейстогамных цветков лепестки редуцированы до крошечных чешуй, столбики короткие, пыльники не вскрываются, а пыльца прорастает внутри их и пыльцевые трубки проникают через стенку пыльника и ориентируются в направлении рыльца. Клейстогамия у кислицы обыкновенной — важнейшее приспособление к условиям темнохвойной тайги. Сильное затенение и повышение увлажнения вызывает увеличение числа клейстогамных цветков и уменьшение хазмогамных.

Плод кисличных обычно 5-гнездная локулицидная коробочка, которая вскрывается путем разрыва гнезд и семена самопроизвольно выбрасываются на расстояние до 2 м. Механизм, который осуществляет такое активное разбрасывание семян (автомеханохория), заключен в самом семени. К моменту созревания семени богатые сахаром клетки, расположенные под наружным слоем семенной кожуры, сильно набухают, вследствие чего наружный слой разрывается и с силой отвертывается. Как показало изучение южноафриканских видов кислицы, разрыв оболочки семени происходит продольно по адаксиальной, т. е. обращенной к оси коробочки, стороне. Семя отбрасывается сначала к оси, а затем отскакивает от нее и вылетает через щель коробочки наружу. У кислицы обыкновенной семена к тому же растаскивают муравьи (мирмекохория).

Сорничающие виды кислицы, образующие колонии от случайно занесенной луковички, мономорфны и семена не образуют, а размножаются вегетативно — дочерними луковичками. Злостный сорняк в Средиземноморье и в Австралии южноафриканский вид *кислицы козьей* (Oxalis pes-caprae, рис. 145) образует до 40 луковичек, которые быстро отделяются от материнского растения и разносятся при перекопке и транспортировке земли, а также различными животными. В подземных кладовых малого слепыша (Spalax ehrenbergii) насчитывается иногда много сотен луковичек. Охотно поедают луковички (особенно те, что сидят в пазухах листьев) голуби и другие птицы, которые разносят их на значительные расстояния (эндозоохория), так как некоторые луковицы не перевариваются благодаря жестким покровным чешуям. Луковицы мигрируют в почве также с помощью мощных втягивающих (контрактильных) корней, которые благодаря своим сокращениям втягивают луковицу, как было обнаружено в Израиле, не в глубину, т. е. вертикально, а в сторону, т. е. почти горизонтально. В течение влажного сезона такие луковицы могут переместиться на расстояние до 45 см.

Оба вида аверроа, родина которых неясна, издавна широко культивируются в тропических странах, особенно в Юго-Восточной Азии. *Билимби* или *«огуречное дерево»* (Averrhoa bilimbi, см. рис. 145) имеет плоды в виде огурцов, образующихся на стволах. Из них приготовляют соки, желе, прохладительные напитки. *Карамбола* (A. carambola) имеет разновидности с довольно сладкими плодами, сочными и душистыми. Древней культурой, неизвестной в диком виде, является *кислица клубненосная* (Oxalis tuberosa), крахмалоносные клубни которой конкурируют с культурой картофеля у индейцев в высокогорных районах в Андах, в странах Колумбии, Боливии и Чили. В Южной Африке луковицы кислиц с мясистыми чешуями, богатыми крахмалом, выкапывают и поедают бабуины, дикобразы и другие животные.

## СЕМЕЙСТВО ГЕРАНИЕВЫЕ (GERANIACEAE)

В лесах на опушках, на лугах и в полях встречаются растения с пурпуровыми или фиолетовыми цветками и пальчаторассеченными листьями—это *герани* (Geranium). Так называемые герани, любимые многими комнатные растения, относятся к роду *пеларгониум* (Pelargonium).

Семейство гераниевых насчитывает 11 родов и около 800 видов, распространенных преимущественно в умеренных областях. Большинство гераниевых — травянистые растения. Однолетние виды имеют тонкий стержневой корень, легко выдергивающийся из земли. У некоторых многолетних видов, обитающих в степях и пустынях, основной корень бывает клубневидно вздут и выполняет запасающие функции. У многих лесных, луговых и степных видов имеется хорошо развитое корневище с придаточными корнями. Клубни, богатые крахмалом, известны у некоторых видов пеларгониума. Надземные стебли обычно прямостоячие. Лишь у некоторых видов стебли слабые, лежачие или вплетающиеся в кустарники благодаря специальным приспособлениям: растопыренным боковым ветвям или длинночерешковым листьям, которые как бы вдвигаются меж ветвей кустарника и поддерживают растение, достигающее иногда метра высоты, в вертикальном положении (*герань болотная* — Geranium palustre, рис. 146), или благодаря удлиненным и отклоненным горизонтально цветоносам (*герань арабская* — G. arabicum) или благодаря волоскам стебля, преобразованным в шипики, загнутые вниз (*герань мелкошиповатая* — G. aculeolatum). Реже среди гераниевых встречаются полукустарники и редко кустарники. Ксерофильные полукустарники — суккуленты из рода *саркокаулон* (Sarcocaulon), обитающие в пустынях юго-западной Африки, имеют толстые мясистые стебли со смолистой корой, препятствующей сильному испарению влаги. Кустарники до 3—4 метров высоты встречаются на острове Сокотра (*дирахма сокотранская* — Dirachma socotrana) и в горных районах на Гавайских островах (некоторые виды герани).

Листья гераниевых имеют прилистники и расположены поочередно или супротивно. Часто имеются листья прикорневые на длинных черешках и стеблевые, почти сидячие. У таких видов пластинка листа пальчатолопастная, пальчато- или перисторассеченная. У некоторых видов листья цельные с зубчатым краем. Черешки листьев иногда после опадания пластинки листа с наступлением сухого сезона превращаются в колючки 3—5 см длины (*пеларгониум колючий* — Pelargonium spinosum и виды саркокаулона), предохраняющие растения от поедания животными. Одним из характерных признаков является опушение растений простыми и железистыми волосками. Последние выделяют эфирное масло, придающее характерный запах многим представителям гераниевых.

Верхоцветные соцветия гераниевых в результате несимметричного развития их частей (дихазиев или полузонтиков) превращаются в завиток (герань) или в производные зонтиковидные типы соцветий (пеларгониум). У герани количество цветков часто редуцировано до двух или одного. Цветки обоеполые, преимущественно актиноморфные, чаще 5-членные, лишь у *дирахмы* (Dirachma) 8-членные. Чашечка состоит чаще из свободных, реже сросшихся до половины чашелистиков. У зигоморфных цветков пеларгониума задний чашелистик вытянут в длинную полую нектароносную шпору, приросшую к цветоножке. Венчик составлен из свободных лепестков, иногда неравных, когда 2 верхних лепестка отличаются по размеру и окраске от нижних трех (частично виды *журавельника* — Erodium — и род пеларгониум). Тычинок чаще 10, расположенных в 2 круга так, что наружные тычинки находятся против лепестков, а внутренние — против чашелистиков. Иногда наружный круг заменен стаминодиями (журавельник), или только 3 наружные тычинки неразвиты (пеларгониум) или тычинок 15, и они сгруппированы в 5 пучков (*монсония* — Monsonia). Нити тычинок обычно срастаются кольцеобразно у основания. В основании внутреннего круга тычинок с наружной стороны находятся 5 нектарных желёзок в виде маленьких бородавочек. Гинецей из 5, реже из 3—2 плодолистиков. Завязь верхняя, 5-лопастная, 5-гнездная, по числу плодолистиков. По созревании плода верхняя часть завязи значительно удлиняется, напоминая длинный клюв журавля или аиста. В нижней, расширенной части завязи находятся семязачатки, причем в каждом гнезде их обычно по одному или по два. Из двух коллатеральных семязачатков, как правило, только один развивается в семя.

У крупноцветковых видов созревшая пыльца высыпается из пыльников на рыльце, лопасти которого еще плотно сомкнуты и не готовы к ее восприятию (протандрия). Самоопыление здесь исключено. Перекрестное опыление осуществляется насекомыми: пчелами, шмелями, бабочками и мухами, которые, собирая нектар, скапливающийся в виде капли в основании каждого чашелистика, непременно касаются пыльников и звездчато раскрытых лопастей рыльца. У *пеларгониума блестящего* (P. fulgidum) наблюдается орнитофилия.

У мелкоцветковых видов может быть одновременное созревание пыльцы и рыльца (гомогамия) или созревание рыльца предшествует созреванию пыльцы (протогиния). У таких видов самоопыление закономерно.

Плоды гераниевых — коробочка с остающимися чашелистиками, которая вскрывается особым образом (рис. 146). Вскрывание ее происходит путем отделения гнезд снизу вверх. Сначала отделяется нижняя, расширенная часть с семенем, затем верхняя, суженная

часть, причем последняя скручивается в виде часовой пружины (герань) или штопорообразно (журавельник). Отделившиеся плодики или сразу же опадают вместе с заключенным в них семенем, или остаются прикрепленными вверху к колонке, образованной сросшимися брюшными частями плодолистиков, а семена выбрасываются через щель на брюшной стороне плодика. Таким образом, единицами распространения (диаспорами) могут быть и плодики и семена. Для многих видов герани характерно активное саморазбрасывание плодиков или семян (автомеханохория). Благодаря тому что наружный слой клеток верхней части плодика высыхает скорее, чем внутренний, происходит сильное натяжение и быстрое закручивание вверх этой части плодика, отчего семя с силой выбрасывается, а оставшаяся часть плода приобретает вид канделябра. Расстояние отброса 2,5 м (у герани болотной) ничтожно мало в сравнении с расстоянием, на которое переносятся диаспоры, например, ветром. Но эти виды гераней растут в лесах, на опушках и болотах, где сила ветра ослаблена. В том случае, когда диаспоры не разбрасываются, их распространение происходит либо благодаря раскачиванию стебля (баллистически), либо при помощи животных, за шерсть которых цепляются плоды (эпизоохория). Видам журавельника, подобно ковылям свойственно самозарывание диаспор (автокриптохория). Когда плодик падает, он своим острым концом втыкается в землю. Штопорообразно закрученная верхняя часть плодика, волокна которой обладают большой гигроскопичностью, в сырую погоду распрямляется, раскручивается, в результате чего нижний конец плодика с семенем ввинчивается в землю. При погружении в землю жесткие волоски, покрывающие нижний заостренный конец плодика, не оказывают сопротивления, а при раскачивании ветром или при последующем закручивании верхнего конца в сухую погоду волоски растопыриваются и упираются в землю, удерживая нижний конец на достигнутой глубине. Некоторые виды журавельника на внутренней стороне верхней части плодика имеют 2 ряда длинных волосков, которые способствуют распространению диаспор с помощью ветра (анемохория) с последующим самозарыванием.

Согласно строению плодов семейство подразделяется на 5 подсемейств, некоторые из них иногда рассматриваются как самостоятельные семейства. Наиболее примитивными считаются 2 южноамериканских подсемейства: вивианиевых (Vivianioideae) и ледокарповых (Ledocarpoideae), для которых характерна коробочка, вскрывающаяся путем разрыва гнезд (локулицидно) и не имеющая удлиненной клювообраз-

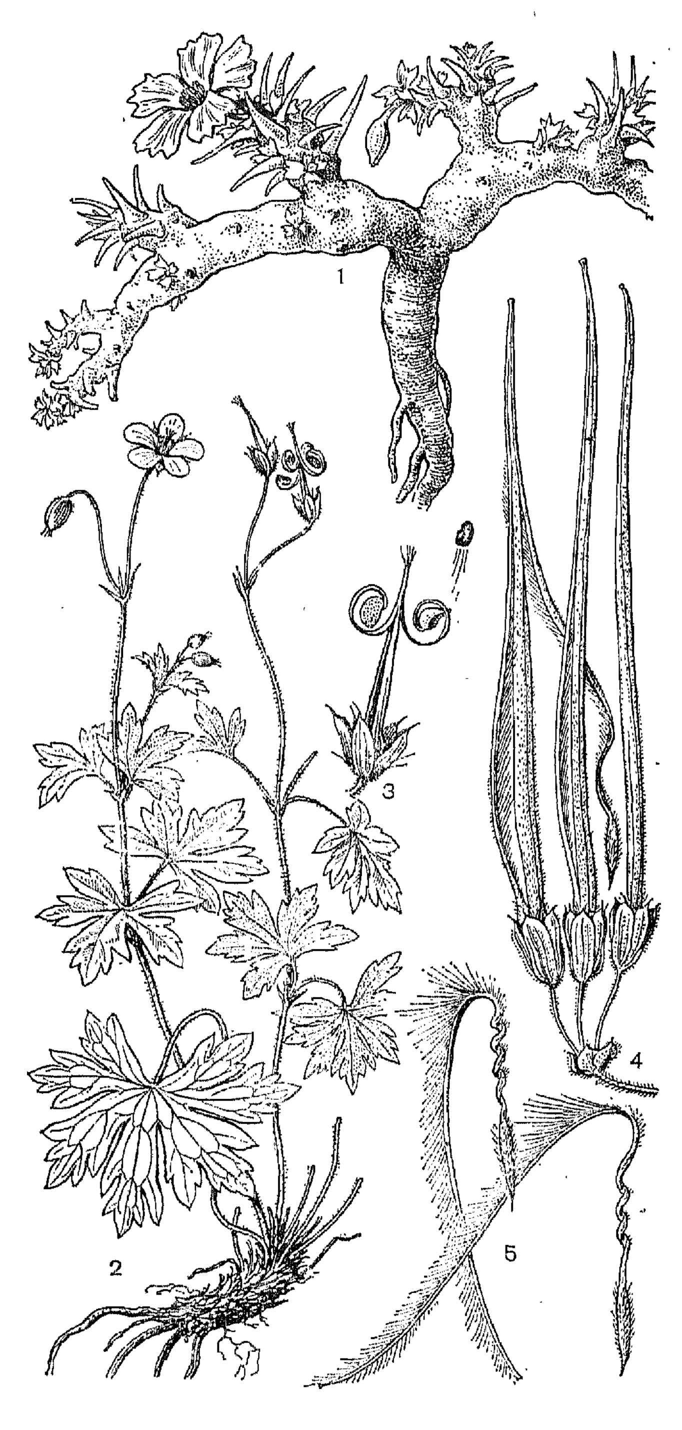



Рис. 146. Гераниевые.

Саркокаулон жесткий (Sarcocaulon rigidum): *1* — общий вид. Герань болотная (Geranium palustre): *2* — общий вид; *3* — коробочка после растрескивания с выбрасывающимся семенем. Журавельник древовидный (Erodium arborescens): *4* — коробочки; *5* — плодики.

ной верхушки. Для подсемейств биберштейниевых (Biebersteinioideae) и дирахмовых (Dirachmoideae) характерна коробочка, вскрывающаяся путем отделения гнезд или плодиков, не имеющих закрученных верхних концов, как у представителей последнего подсемейства гераниевых (Geranioideae). Наиболее крупные роды этого подсемейства *герань* (Geranium, около 400 видов) и *журавельник* (Erodium, табл. 38, около 90 видов) являются почти космополитными. Род *пеларгониум* (Pelargonium, около 250 видов) сосредоточен в основном в Капской области.

Отдельные представители гераниевых приобрели широкую известность как полезные человеку растения. В странах Средиземноморья и в СССР (Крым, Кавказ, Средняя Азия) культивируют в качестве эфироносного растения *пеларгониум розовый* (Pelargonium roseum) — сложный гибрид многих видов. Гераниевое масло, получаемое из листьев и цветков растений, используется в парфюмерной, мыловаренной и пищевой промышленности, заменяя дорогое розовое масло. В комнатной и оранжерейной культуре благодаря крупным ярко окрашенным цветкам разводят так называемые зональные пеларгониумы — гибридные сорта, полученные от скрещивания двух видов пеларгониумов (P. zonale и P. inquinans). Особенно в прошлом веке были популярны благодаря своему запаху лимонные «герани» — гибриды *пеларгониума душистого* (P. graveolens). В озеленении используют также ампельные сорта со свисающими стеблями, происходящие от *пеларгониума щитковидного* (P. peltatum).

### СЕМЕЙСТВО БАЛЬЗАМИНОВЫЕ (BALSAMINACEAE)

Семейство бальзаминовых включает около 550 видов, объединяемых в два рода — *недотрогу*, или *импатиенс* (Impatiens, табл. 38) и *гидроцеру* (Hydrocera, монотипный род), широко распространенных в Африке и Евразии и частично в Северной и Центральной Америке.

Бальзаминовые — однолетние и многолетние травы с сочными прозрачными стеблями и очередными или супротивными простыми листьями, у основания которых расположены мелкие желёзки. В этом семействе имеется одно водное растение — это гидроцера; побеги ее длиной более 1 м обычно всплывают на поверхность. Цветки одиночные или в полузонтиках, зигоморфные, обоеполые. Чашелистиков 5, часто окрашенных, причем один из них лепестковидный, с длинным шпорцем. Лепестков обычно 5, лепестки свободные или попарно сросшиеся, при этом непарный лепесток супротивен шпорцу. Тычинок 5; тычиночные нити в нижней части свободные, а наверху срослись, образуя вместе с пыльниками крышечку, которая отпадает к моменту созревания рыльца, что обеспечивает эффективное перекрестное опыление цветков. Гинецей состоит из 5 плодолистиков с коротким столбиком и 1—5 рыльцами; семязачатки многочисленные. Плод — сочная коробочка, раскрывающаяся внезапно посредством 5 скручивающихся створок (у недотроги), или ягодообразная коробочка, как у гидроцеры.

Для некоторых видов недотроги, например *недотроги обыкновенной* (I. noli-tangere) и *недотроги мелкоцветковой* (I. parviflora), характерна клейстогамия. На растениях наряду с ярко окрашенными полноценными цветками появляются полураскрытые цветки с недоразвитыми венчиками и невзрачные, вовсе не раскрывающиеся цветки. А у недотроги обыкновенной, например растущей в несвойственных для нее экологических условиях — на песке или щебне, на вырубках или торфяниках,— появляются только клейстогамные цветки. Однако, если семена из этих цветков высеять в хорошую лесную почву, развиваются растения с раскрытыми желтыми цветками.

У представителей этого семейства имеется целый ряд приспособлений, способствующих опылению и защите цветков. Так, например, по краям зубчиков листьев и на черешках многих видов импатиенс появляются капельки сладкого сока, который, испаряясь, превращается в кристаллы сахара. Этот сахар отвлекает от цветков муравьев в то время, как пыльца и цветочный мед остаются пчелам. Другим не менее интересным приспособлением в этом роде является защита пыльцы от дождя. Молодые цветочные почки сидят в пазухах листа на коротких цветоножках. По мере роста цветоножки сильно удлиняются и распустившиеся цветки попадают под защиту листьев. Капли дождя, скатываясь с листьев, не задевают цветки даже при очень сильных ливнях.

Еще в прошлом столетии ученые подметили одну интересную особенность бальзаминовых — орнитофилию. Некоторые тропические виды недотроги, имеющие ярко-красные цветки и обильную пыльцу, охотно посещают птицы, обеспечивая растениям перекрестное опыление.

У бальзаминовых есть одно удивительное свойство — активное разбрасывание семян. При малейшем прикосновении к плоду он с треском раскрывается и пять быстро скручивающихся в спираль створок выстреливают семена, которые отлетают порой на расстояние до 2 м. Отсюда произошло русское название самого большого рода бальзаминовых — недотрога. Животные, проходящие по тенистому лесу, задевают недотрогу, облепляются ее семенами и разносят их на большие расстояния.

Среднеазиатские виды недотроги используются местными жителями как краситель. Недотрога обыкновенная, кроме того, широко применяется в народной медицине.

Некоторые тропические представители бальзаминовых — красивые декоративные растения и издавна культивируются в Европе и Америке. Особенно часто встречается в парках, оранжереях и жилищах *недотрога бальзаминовая* (I. balsamina) — однолетнее травянистое растение с красивыми довольно крупными цветками розового цвета. В Европу этот вид был привезен впервые португальцами в 1542 г. и значился как импатиенс ярко-красный (I. coccinea). В прошлом столетии бальзамин был модным и любимым растением, что вызвало в жизни большое разнообразие форм с белыми, желтыми, пурпурными, фиолетовыми и синими цветками.

## СЕМЕЙСТВО КАПУЦИНОВЫЕ ИЛИ НАСТУРЦИЕВЫЕ (TROPAEOLACEAE)

Это семейство состоит только из 2 родов, более 80 видов которых заселяют тропическую Америку от Мексики до Центрального Чили и Аргентины; монотипный род *магеллана* (Magellana) эндемичен для Патагонии. Они встречаются как в тропических лесах, так и в засушливых областях, доходя иногда в высокогорьях до границы снегов. В основном это травы, иногда многолетние, обладающие сильным запахом, с пельтатными или лопастными листьями, обычно без прилистников, с длинными цепляющимися или обвивающимися черешками.

Цветки одиночные, пазушные, обоеполые, зигоморфные. Чашечка состоит из 5 лепестковидных ярко окрашенных чашелистиков. Задний и два боковых вместе с выростом цветоложа образуют большой шпорец. Лепестков также 5, причем 3 передних имеют ноготок, а сами лепестки снабжены по краю бахромчатыми ресничками. Преобладает желтая, оранжевая и красно-коричневая окраска цветов, за исключением *настурции голубой* (Tropaeolum azureum) и *настурции лиловоцветной* (T. violiflorum). Восемь свободных тычинок образуют 2 ряда по 4 тычинки в каждом, по обе стороны завязи. Основными опылителями являются насекомые, как правило, мухи, шмели, пчелы. Лишь в одном случае у *настурции пятилистной* (T. pentaphyllum) опыление происходит с помощью одного из видов колибри.

Гинецей образован тремя плодолистиками, с нитевидным столбиком, заканчивающимся тремя рыльцевыми ветвями. При созревании плод распадается на 3 односемянных костянковидных плодика (у настурции) или развивается лишь один плодик (магеллана) с губчатой, иногда мясистой или ребристой оболочкой. Эта оболочка привлекает птиц и мелких животных, которые являются распространителями их семян. Семена с большим зародышем и толстыми семядолями, без эндосперма.

Для всех представителей семейства характерен пряный, присущий всем частям растений запах и вкус. Это обусловлено наличием в их органах клеток, содержащих мирозин, характерный еще только для порядка каперсовых.

Наиболее известными своими декоративными качествами и давно культивируемыми представителями семейства являются *настурция большая* (T. majus) и *настурция малая* (T. minus). В некоторых случаях эти растения называют капуцинами благодаря островерхой форме цветка, напоминающей капюшон монаха (отсюда и название семейства). Настурции используют для озеленения беседок, изгородей, но введение в культуру обусловлено не только чисто декоративными свойствами этих растений. На родине, в Южной Америке, они являются важными пищевыми растениями. В пищу употребляют листья, цветки, плоды, семена, а у многолетних видов также корневища и клубни. Особенно крупные грушевидные клубни имеет *настурция клубненосная* (T. tuberosum), которую выращивают в горных районах в Перу, Чили и Боливии, где она является важным крахмалоносным продуктом. В Эквадоре и Перу для этой цели культивируют также *настурцию тонколистную* (T. leptophyllum). Попытки разводить клубненосные настурции в Европе не увенчались успехом. Листья настурции большой употребляют в Англии для салатов и сандвичей, а из цветков готовят уксус с очень своеобразным привкусом. Бутоны и молодые плодики настурции в Западной Европе маринуют и подают на стол в качестве острой приправы, заменяющей настоящие каперсы и не уступающей им по вкусу. Плоды и листья настурций применяют в народной медицине.

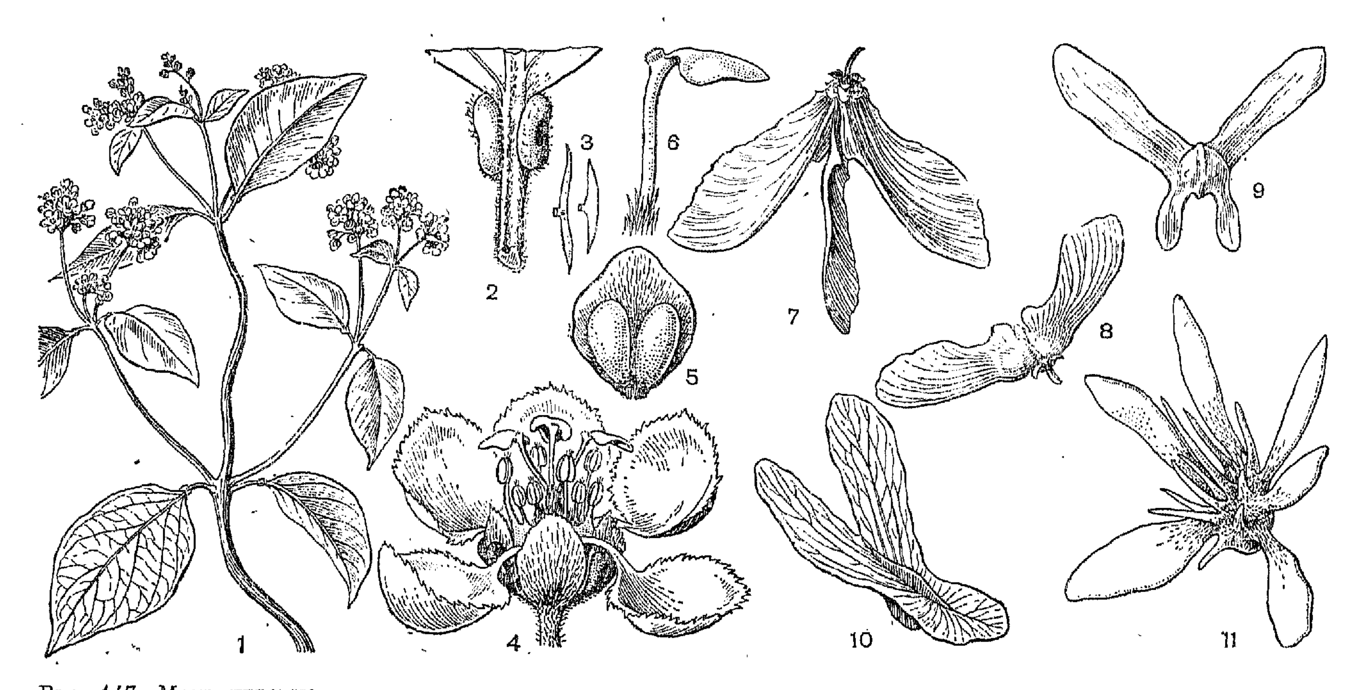



Рис. 147. Мальпигиевые.

Стигмафиллон Мартиуса (Stigmaphyllon martianum): *1* — ветвь с цветками; *2* — основание листа с желёзками; *3* — «мальпигиевые» волоски; *4* — цветок; *5* — чашелистик с двумя масляными желёзками; *6* — столбик с рыльцем, снабженным листовым придатком; *7* — плод, распадающийся на 3 крылатые части. Плоды: *8* — гетероптерис лавролистный (Heteropterys laurifolia); *9* — тетраптерис цитрусолистный (Tetrapterys citrifolia); *10* — микростейра Куртиса (Microsteira curtisii); *11* — тристеллатейя опушенная (Tristellateia pubescens).

## ПОРЯДОК ИСТОДОВЫЕ (POLYGALALES)

### СЕМЕЙСТВО МАЛЬПИГИЕВЫЕ (MALPIGHIACEAE)

В пантропическое семейство мальпигиевых входят свыше 60 родов и не менее 1100 видов, бо́льшая часть которых (47 родов и 950 видов) растет в тропической Америке. Немногие мальпигиевые выходят за пределы тропиков, достигая Техаса в Северной Америке и Уругвая и Аргентины в Южной. Не будучи холодостойкими, они также не заходят и высоко в горы. За пределами неотропиков роды мальпигиевых менее многочисленны по числу видов и более ограничены в распространении.

Мальпигиевые занимают большой диапазон местообитаний от тропических дождевых лесов до открытых травянистых пространств и полупустынь, но наиболее часто встречаются в разреженных лесах, по берегам рек, в разных типах саванн. В лесах многие из них являются лианами, выделяющимися своими канатовидно скрученными стеблями (вследствие аномального роста древесины) и яркими соцветиями желтых, белых или розовых цветков. В засушливых местообитаниях они иногда приобретают черты ксероморфного облика, имеют игловидные листья, клубневидные корни с запасом питательных веществ, как, например, виды многолетних трав и карликовых кустарников из рода *камарея* (Camarea), растущие в саванне Бразилии. Некоторые мальпигиевые растут в болотах и кустарниковых зарослях морских побережий, в периодически пересыхающей зоне между мانграми и дождевым лесом.

Деревья, лианы, прямостоячие кустарники и кустарнички и многолетние травы, относящиеся к семейству, характеризуются супротивными листьями с маленькими прилистниками или без них, реже листья у них очередные или мутовчатые. На нижней стороне пластинки у ее основания или на черешках имеются крупные секреторные желёзки (рис. 147). Молодые листья, стебли, соцветия обычно опушены характерными, известными под названием мальпигиевых (но встречающихся не только в этом семействе) волосками. Эти волоски одноклеточные, разветвленные или двуплечие, с извилистыми, вильчатыми или образующими прямую линию плечами, прикрепленные с помощью расположенной более или менее по центру ножки (см. рис. 147). В семействе встречаются и другие типы волосков.

Цветки мальпигиевых обоеполые, редко полигамные, актиноморфные или слегка зигоморфные и билатерально-симметричные, собраны

в конечные или пазушные бокоцветные многоцветковые соцветия, иногда соцветия немногоцветковые типа завиток. Цветоносы с сочленением и с прицветниками снизу от него. Чашечка и венчик 5-членные, лепестки обычно с выраженным ноготком и реснитчатые, бахромчатые или зубчатые по краю. Все чашелистики или только 4 из них несут крупные желёзки, секрет которых имеет большое значение в опылении. Многие виды Старого Света и некоторые Нового желёзок не имеют. По краям лепестков также часто имеются желёзки, но более мелкие. Тычинок обычно 10, иногда меньше (часть превращается в стаминодии) или больше; у основания тычинки часто соединены в кольцо; связники у некоторых видов увеличенные и железистые. Гинецей из 3 (2—5) сросшихся или свободных плодолистиков, с тремя столбиками, свободными или сросшимися, иногда столбики с придатками (см. рис. 147). Семязачатки висячие. Плод у родов со свободными плодолистиками состоит из нескольких ореховидных плодиков, у остальных родов при нормальном развитии всех гнезд завязи дробный, распадающийся в зрелости на три ореховидные (с крыльями или шипами) или костянковидные части — мерикарпии. Иногда плод — коробочка, а также костянковидный, нераспадающийся.

Семейство разделяют на два подсемейства: собственно мальпигиевые (Malpighioideae) — неотропические кустарники и деревья с плоским цветоложем и некрылатыми плодами и годишодиевые (Gaudichaudioideae) — пантропические лианы, реже прямые кустарники, обычно с пирамидальным цветоложем и с плодами, снабженными летательными устройствами. Иногда выделяют и третье подсемейство — бирсонимовых (Byrsonimoideae, У. Андерсон, 1977).

Большинство мальпигиевых — насекомоопыляемые растения. У видов семейства отмечена протандрия и протогиния, имеются случаи диморфизма цветков. Основными переносчиками пыльцы являются перепончатокрылые и наиболее часто пчелы антофориды и тригониды. Антофориды собирают пыльцу и масло, выделяемое желёзками, тригониды — только пыльцу. Цветки, приспособленные к опылению пчелами, собирающими масло, имеют характерные и выдержанные во всем семействе черты строения. Лепестки у них всегда с выраженным ноготком и расположены так, чтобы не затруднять насекомому доступ к масляным желёзкам. Ноготок заднего, более крупного лепестка сильно утолщен — пчела, садящаяся на цветок, именно его схватывает своими мандибулами. Затем она проникает, не меняя ориентации, между боковыми ноготками к желёзкам на чашелистиках, с которых соскребает масло передними и средними ножками. Пыльца прилипает к нижней стороне пчелы. Часть пыльцы переносится на другие цветки при их последовательных посещениях, а часть перемещается вместе с маслом к волосистым задним ножкам, на которых затем пчела и уносит эту смесь к своему гнезду, где ею выкармливает личинок (взрослые особи питаются только нектаром, собираемым с других растений).

В семействе встречаются и виды с безлепестными цветками (виды *годишодий* — Gaudichaudia, *янусии* — Janusia, камареи). У видов этих же родов отмечена клейстогамия. Описаны также случаи апомиксиса.

Плоды мальпигиевых приспособлены к распространению птицами (сочные плоды), водой или ветром. Особенно большое разнообразие наблюдается в последней группе плодов. По разнообразию летательных устройств у мерикарпиев мальпигиевые не имеют себе аналогов в растительном мире (см. рис. 147). Летящие насекомые, пропеллеры, лодки с парусом, звезды, веера, соединенные щиты — так выглядят эти воздухоплавательные модели, сконструированные природой, для того чтобы плодики этих часто высоко забирающихся лиан благополучно опускали на землю свои семена подальше от материнского растения. В основе всех этих летательных устройств лежат 3 крыла, одно дорсальное и два латеральных. Крылья в разной степени развиты у разных родов, они часто бывают разделены на несколько частей, к главным крыльям часто добавляются разнообразные выросты. Иногда развивается только одно крыло и рудименты других, а иногда вместо крыльев развиваются крыловидно расположенные щетинки с мальпигиевыми волосками (у *трикомарии* — Tricomaria — и близких родов).

У некоторых родов в околоплоднике развиваются полости, уменьшающие удельный вес плода (роды *каукантус* — Caucanthus, *диплоптерис* — Diplopterys, *стигмафиллон* — Stigmaphyllon), а под плодом развивается карпофор в виде диска, утолщения или ножки, отщепляющейся от центральной жилки в основании мерикарпия или от нижней части крыла. У родов *триаллис* (Thryallis) и *дицелла* (Dicella) после отцветания увеличивается и служит парашютом чашечка.

Экономическое значение мальпигиевых состоит главным образом в съедобности их плодов, употребляемых в пищу населением тропиков. Это плоды видов *бирсонимы* (Byrsonima), *бунхозии* (Bunchosia), *мальпигии* (Malpighia). Плоды двух близких, иногда объединяемых видов *мальпигии голой* (M. glabra) и *мальпигии гранатолистной* (M. punicifolia), известные под названием ацеролы или барбадосской вишни, являются одним из самых богатых источников

Рис. 148. Вошизиевые.

К в а л е я п р и т у п л е н н а я (Qualea retusa): *1* — ветвь с коробочками. К в а л е я м н о г о ц в е т к о в а я (Q. multiflora): *2* — цветок (на одном из чашелистиков виден шпорец); *3* — разрез цветка. Э р и с м а я п у р а (Erisma japura): *4* — плод, заключенный в неравноразросшиеся чашелистики (чашелистик со шпорцем опадает).

витамина С. Его содержание в съедобной части плодов составляет 1000—3300 мг на 100 г веса и в 15—100 раз превышает таковое в апельсинах. Плоды едят сырыми, сушат, консервируют. Барбадосскую вишню выращивают как плодовое в Техасе, Флориде, Вест-Индии и Латинской Америке. Своеобразное применение находят некоторые мальпигиевые у индейцев Южной Америки. Из лиан этого семейства они готовят наркотические галлюциногенные напитки. Для этой цели больше всего используют *банистериопсис каапи* (Banisteriopsis caapi). Напиток, приготовленный из измельченных стволов этой лианы, пьют взрослые мужчины племени во время религиозных празднеств, для того чтобы вызвать цветные галлюцинации и чувство эйфории. Другие племена используют эти напитки с целью распознания источника колдовства или проклятия, вызвавшего болезнь. Индейцы утверждают, что все образы и сюжеты произведений их искусства почерпнуты из красочных галлюцинаций, которые они видят после приема напитка.

Древесину некоторых мальпигиевых локально используют в быту, на поделки. Из волокнистых стеблей *гетероптериса зонтичного* (Heteropterys umbellata, табл. 39) и некоторых других видов мальпигиевых плетут веревки и корзины. Из древесины *бирсонимы коровяколистной* (Byrsonima verbascifolia) получают красящие вещества. Некоторые мальпигиевые выращивают как декоративные.

## СЕМЕЙСТВО ВОШИЗИЕВЫЕ (VOCHYSIACEAE)

В семейство входит всего 6 родов и около 200 видов. Из шести родов пять распространены в тропической Южной и Центральной Америке и наиболее полно и разнообразно представлены в области бассейна Амазонки и в Центральной Бразилии. Только олиготипный род *эрисмадельфус* (Erismadelphus) растет в тропической Западной Африке. Большинство вошизиевых — деревья (иногда очень крупные), кустарники или древесные лианы тропических и горных субтропических лесов, в меньшей степени — обитатели разных типов саванн. Травянистые формы встречаются только среди видов вошизии (Vochysia). В саваннах древесные представители вошизиевых часто имеют отслаивающуюся кору и во время сухого сезона сбрасывают листья. Листья простые, супротивные или мутовчатые, редко очередные, с маленькими, реже крупными прилистниками или без них, расположением иногда образуют подобие сложноперистого листа. У видов *квалеи* (Qualea) вместо прилистников или в их пазухах развиваются кратеровидные желёзки, а у некоторых видов в пазухах прилистников имеются трубковидные или шаровидные экстрафлоральные нектарники. Цветки обычно крупные, в метельчатых или кистевидных соцветиях, состоящих из завитков, иногда число цветков в соцветии редуцировано до 1. Характерная для порядка истодовых зигоморфия достигает в цветках вошизиевых своего крайнего выражения. У большинства родов 5 сросшихся в основании чашелистиков резко различаются по величине, а один из них (адаксиальный) иной консистенции, чем остальные, и имеет шпорец или горб (рис. 148). Из 5 лепестков обычно развит только 1 или 3 (у некоторых *вошизий* — Vochysia), и только у *салвертии* (Salvertia) — характерного рода деревьев бразильского кампоса — и у африканского эрисмадельфуса развиты все 5 лепестков. Число фертильных тычинок редуцировано до 1, иногда имеются также 1—4 стаминодия и рудиментарные лепестки. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, завязь трехгнездная, верхняя, но у эрисмы и эрисмадельфуса одногнездная (гинецей псевдомономерный), в той или иной мере сросшаяся с чашечкой, нижняя. Семязачатков от одного до множества в каждом гнезде. У большинства родов плод — локулицидная коробочка, иногда крылатая, с разделяющимися экзо- и эндокарпием, с крылатыми семенами. Только у *эрисмы* (Erisma) и эрисмадельфуса плод нераскрывающийся, односемянный, зак-

люченный в твердеющую чашечку с сильно и неравно разросшимися чашелистиками, 4 (один опадает) у эрисмы (рис. 148, *4*) и 5 у эрисмадельфуса.

Опыление вошизиевых производят насекомые и колибри. Плоды распространяются ветром и водой.

Большого экономического значения семейство не имеет. Локально используется древесина, кора некоторых деревьев идет для дубления и получения красителей, из семян *эрисмы шпорцевой* (Erisma calcaratum) и *эрисмы япура* (E. japura) извлекают масло. Сок *вошизии туканской* (Vochysia tucanorum) в Юго-Восточной Бразилии аборигены перерабатывают путем ферментации в род вина или пива.

## СЕМЕЙСТВО ИСТОДОВЫЕ (POLYGALACEAE)

Истодовые — семейство некрупных, иногда лазящих кустарников, невысоких деревьев и трав, населяющих почти все обитаемые области Земли, кроме Арктики, Новой Зеландии и Полинезии. В семействе насчитывается около 18 родов и до 1000 видов. Половина из них (около 500) принадлежит к космополитному роду *истод* (Polygala), около 80 видов насчитывается в пантропическом роде лазящих кустарников *секуридака* (Securidaca), около 70 видов деревьев и кустарников объединяет примитивный род *ксантофиллум* (Xanthophyllum), произрастающий в тропической Азии и Австралии, 115 видов насчитывается в роде жестколистных кустарничков *муралтия* (Muraltia), обитающем главным образом в Южной, реже в тропической (1 вид) Африке. Ряд небольших родов также приурочены к Африке. Род *саломония* (Salomonia), включающий 12 видов маленьких однолетних трав, часто сапрофитных или паразитирующих на корнях других растений, обитает в Восточной, Южной и Юго-Восточной Азии, доходя до Новой Гвинеи. Некоторые роды строго неотропические в своем распространении (*моннина* — Monnina, 150 видов и ряд более мелких родов: *мутабея* — Moutabea, *диклидантера* — Diclidanthera и др.).

В тропических лесах истодовые наиболее часто представлены кустарниками, многие из которых забираются до вершин деревьев. Лианы, особенно характерные для родов *секуридака* и *бредемейера* (Bredemeyera), лазают с помощью боковых ветвей, которые при соприкосновении с опорой образуют дуги и петли, охватывающие и прочно закрепляющие лиану на дереве (рис. 149). По прошествии времени старые боковые ветви лианы отмирают, и снизу виден только ее толстый главный ствол, выносящий высоко в крону дерева листву и метельчатые яркие соцветия.

Жителям умеренных областей известны лишь травянистые представители семейства, относящиеся к роду истод, включающему, однако, в других областях также и кустарники. Истоды — растения влажных и сухих лугов, луговых степей, саванн, каменистых горных склонов и щебнистых осыпей, сосновых боров и влажных листопадных лесов. Они встречаются на песчаных почвах, известняках, иногда в болотах.

Для истодовых характерны очередные, редко супротивные или мутовчатые простые листья без прилистников, иногда с желёзками на черешках. У видов засушливых областей листья нередко жесткие и колючие (виды муралтии) или вообще отсутствуют, как у *бредемейеры коллетиевидной* (Bredemeyera colletioides) в Чили и Аргентине. Цветки зигоморфные в верхушечных или пазушных кистях, колосьях, метелках, с прицветниками и прицветничками (табл. 39). Чашелистиков 5 (иногда 4), свободных, реже более или менее сросшихся и иногда приросших также к лепесткам (у *эриандры* — Eriandra, диклидантеры, мутабеи). Иногда все чашелистики одинаковые (у муралтий), но чаще два внутренних лепестковидные и разрастаются в виде крыльев (рис. 149). Назначение крыльев состоит не только в привлечении насекомых, но и в защите цветка и созревающего плода. В плохую погоду у некоторых родов крылья смыкаются, а после цветения становятся зелеными и остаются все время закрытыми. Лепестков 3—5, средний (медианный) вогнутый лодочкообразный (киль), на верхушке бахромчатый или с придатками, он заключает в себе тычинки и пестик. Два наружных лепестка свободны или в той или иной мере приросли к килю, остальные, если имеются, очень маленькие, чешуевидные. Тычинок обычно 8 (редко 10 или 4—5), все свободные (у рода ксантофиллум) или чаще сросшиеся в открытую с задней стороны трубку, приросшую иногда в нижней части к лепесткам. Пыльники открываются апикальной порой, редко щелью у основания. Гинецей из 2, реже 3 плодолистиков; завязь верхняя, 2-гнездная, редко 1—3—5-гнездная, с 1 семязачатком в каждом гнезде или с множеством семязачатков в одногнездной завязи (ксантофиллум). Плод — локулицидная коробочка, костянка или ореховидный, нередко с крылом. Семена также часто крылатые или волосистые, снабжены ариллоидом.

Цветки истодовых и механизмы их опыления имеют много общего с таковыми у бобовых. Насекомых привлекает яркая и часто неодинаковая окраска крыльев и киля, а также нектар, отделяемый интрастаминальным диском, кольцевидным или разбитым на части. Столбик у многих видов вверху разделен на две доли.

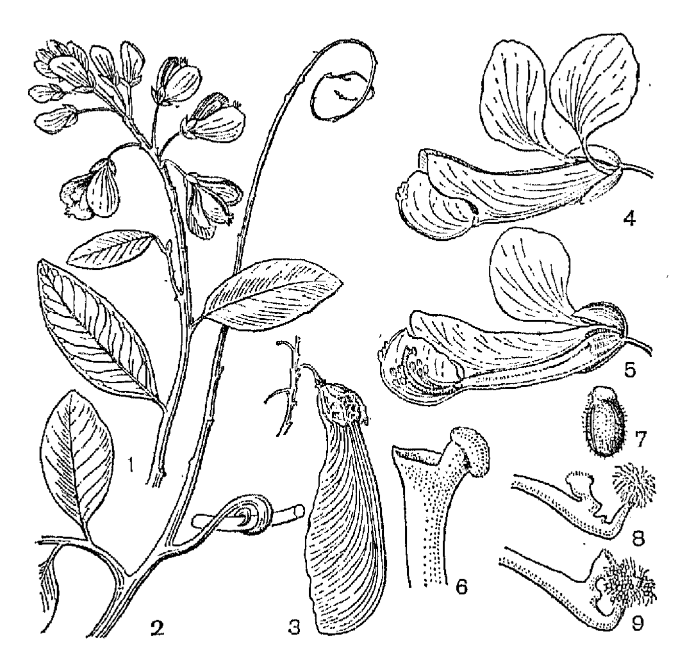



Рис. 149. Истодовые.

С е к у р и д а к а С е л л о в а (Securidaca sellowiana): *1* — ветвь с цветками; *2* — петлеобразно закрученные концы боковых ветвей, с помощью которых лиана укрепляется на опоре; *3* — плоды. И с т о д с а м ш и т о в и д н ы й (Polygala chamaebuxus): *4* — цветок (видны 2 крыловидных чашелистика и шаровидно расширенный на конце киль — медианный лепесток); *5* — разрез цветка, показывающий положение внутри киля столбика и сросшихся между собой и с лепестками тычинок; *6* — двулопастный столбик (ложкообразная лопасть служит вместилищем пыльцы); *7* — семя с ариллоидом. И с т о д ж е л т ы й (Polygala lutea), разное положение лопастей столбика: *8* — при закрытых пыльниках; *9* — при открывшихся пыльниках (рыльцевая лопасть приходит в соприкосновение с вместилищем пыльцы, имеющим вид щетки волосков).

Одна из них рыльцевая с воспринимающей пыльцу поверхностью; другая, расположенная сзади рыльца и имеющая форму ложкообразного расширения, кармана или щетки волосков, служит как вместилище пыльцы. Основными опылителями являются пчелы, местом посадки для них служит верхняя часть киля, за неровности и придатки которого они цепляются.

У европейского *истода самшитовидного* (Polygala chamaebuxus, см. рис. 149) верхняя часть киля шаровидно расширена и соединена с остальной его частью складкой. Под тяжестью насекомого расширенная часть отклоняется вниз, открывая путь внутрь цветка, а фиксированный в средней части толстый двулопастный столбик с вместилищем пыльцы ударяет насекомое снизу.

На *истоде хохлатом* (P. comosa) было показано, что, проникая в цветок, насекомое пачкается липкой слизью, выделяемой рыльцем, и к этим, покрытым слизью частям насекомого сухая пыльца из вместилища пыльцы прилипает при вытаскивании им хоботка назад и уносится таким образом к следующему цветку.

По-видимому, довольно обычной является у истодовых автогамия, и в цветках существуют также приспособления для ее успешного осуществления. У *истода персикариелистного* (P. persicariеafolia), *истода китайского* (P. chinensis), *истода абиссинского* (P. abyssinica) и *истода трехлистного* (P. triphylla), растущих в Индии и изученных К. В е н к а т е ш е м (1956), самоопыление осуществляется благодаря постепенному, по мере роста, изгибу столбика, нависающего над тычинками, к основанию цветка, так что снабженное папиллами рыльце почти приходит в соприкосновение с пыльниками, которые, открываясь верхушечной порой, высыпают на него в большом количестве свою пыльцу. У истода абиссинского восприимчивая доля столбика выделяет клейкое вещество, к которому пыльники прилипают еще до растрескивания. Когда они раскроются, пыльца точно попадает на папиллозную поверхность рыльца.

У американского *истода желтого* (P. lutea, рис. 149) столбик заканчивается щеткой волосков, в которых собирается пыльца из окружающих его пыльников. Доля столбика, несущая рыльце, на ранней стадии отогнута к основанию столбика, а позднее эта доля изгибается в противоположном направлении, приходя в соприкосновение со щеткой волосков, хранящих пыльцу (см. рис. 149).

Некоторые американские виды истода имеют наряду с хазмогамными и клейстогамные нераскрывающиеся цветки, расположенные на прямых веточках у основания олиственных побегов. Самоопыление установлено также у родов мурултия и саломония (у последней пыльца прорастает уже в пыльниках, приклеивающихся к липкому рыльцу).

Плоды истодовых распространяются животными или ветром. Сочные плоды поедают птицы. Нерастрескивающиеся ореховидные плодики многих древесных истодовых имеют крылья, позволяющие им летать. Приспособления к агентам распространения имеют не только плоды, но и развивающиеся в них семена. Особенно это характерно для семян в плодах-коробочках. Почти все они снабжены ариллоидом, или хохолком из волосков, или тем и другим вместе. У некоторых кустарников из рода истод, растущих в тропических джунглях, ариллоид закрывает $^3/_4$ черного семени и окрашен в алый цвет. Такие семена хорошо заметны птицам и ими распространяются. У травянистых видов истода, обитающих на открытых пространствах, ариллоид заполнен маслом и функционирует как элайосома, привлекая муравьев, которые тащат семя к своему гнезду, чтобы съесть. У некоторых истодов имеются даже 2 элайосомы на семени у его верхушки и у основания.

Немногие виды истодовых имеют хозяйственное значение. Семена *ксантофиллума ланцетного* (Xanthophyllum lanceolatum), распространенного на Суматре, содержат до 40% жира, используемого местным населением в пищу, а в Европе употребляемого в производстве мыла и свечей. Большое содержание масла, также употребляемого в пищу, характерно для культивируемого в Африке травянистого *истода масличного* (Polygala butyracea). Из этого растения получают, кроме того, волокно для производства одежды, сетей, веревок и пр. Такое же применение (на волокно) находит кора древесной африканской лианы *секуридаки длинночерешчатой* (Securidaca longipedunculata).

Старинное аптечное средство от заболеваний дыхательных путей — «корень сенеги» («Radix senegae») — происходит из содержащих сапонины корней одного из североамериканских видов *истода сенеги* (Polygala senega). Медицинское использование его в Северной Америке не оставлено до сих пор. Сенега известна также как народное средство от укусов змей. Горькие вещества, на которых основано применение истодов в медицине, содержатся и в других видах. В древней Греции считали, что эти горькие вещества увеличивают количество молока у скота, поедающего траву истодов, на этом факте основано и название Polygala (от греческих слов poly — много и gala — молоко). Некоторые истодовые выращивают как декоративные растения.

## ПОРЯДОК КИЗИЛОВЫЕ (CORNALES)

### СЕМЕЙСТВО ДАВИДИЕВЫЕ (DAVIDIACEAE)

Семейство включает всего один монотипный род. В 1869 г. французский миссионер и неутомимый натуралист Д. Д а в и д, коллекционируя растения в горах Западного Китая, обнаружил здесь необычное и удивительное дерево. Открытый при этом новый для науки род позднее был назван в честь первооткрывателя *давидией* (Davidia), а его единственный представитель — *давидией оберточной* (D. involucrata, табл. 40). В ходе дальнейших поисков выяснилось, что этот вид распространен не только в Западном, но и в Центральном Китае, в целом от района Чамдо на западе до провинции Хубэй на востоке. Листопадная, как и многие другие сопутствующие лиственные деревья здешних горных (на высотах от 1600 до 2500 м) влажных смешанных лесов, давидия сразу обратила на себя внимание как необычайно декоративное дерево, заслуживающее введения в культуру в сады и парки стран тепло-умеренного климата.

Пионерами интродукции давидии были знаменитый французский садовод М. В и л ь м о р е н и не менее знаменитый английский интродуктор Э. У и л с о н, совершивший специальную экспедицию в труднодоступные районы Китая, чтобы собрать семена этого «самого интересного и красивейшего из всех деревьев северной умеренной флоры». Многолетние последующие усилия интродукторов увенчались распространением давидии оберточной и ее разновидности, названной в честь М. Вильморена, в садах и парках ряда стран Западной Европы и США. В нашей стране взрослые экземпляры можно наблюдать в Адлере, в Батумском и Никитском ботанических садах.

Давидия оберточная — дерево высотой до 20 м со стволом диаметром до 1 м — образует красивую пирамидальную (или овальную) крону, которая в апреле, когда пробуждаются ее крупные почки, покрывается нарядной листвой. Листья очередные, на длинных тонких черешках и без прилистников, довольно крупные (до 14 см длиной), крупнозубчатые, по форме широкояйцевидной пластинки напоминающие листья липы.

Особенно эффектной давидия становится в пору цветения. В кроне на верхушках укороченных веточек весной в изобилии развиваются поникающие на тонких цветоносах соцветия (табл. 40). Это почти шаровидные головки, каждая с оберткой из двух (иногда трех) крупных прицветных листьев в основании. К моменту зацветания эти брактеи становятся снежно-белыми и от малейшего ветерка приходят в движение, напоминая издали стаю вспархивающих белых птиц, с чем связано бытующее среди садоводов назание растения—«голубиное дерево».

Уникально по своему строению и само соцветие. Оно состоит из множества голых (без околоцветника) мужских цветков. Каждый из них представляет собой пучок обычно из 5—6 (от 1 до 12) тычинок. В целом же пыльники придают соцветию вид ажурного пылящего шарика (диаметром до 2 см), красиво выделяющегося на фоне белых брактей. Только в одном месте, ближе к верхушке головки над пыльниками слегка выдаются звездчато расходящиеся рыльца единственного обоеполого цветка с короткими тычинками у основания конического столбика, с рудиментарным околоцветником и с 6—9-гнездной завязью, формирующей по отцветании плод-многокостянку с семенами в очень твердых косточках.

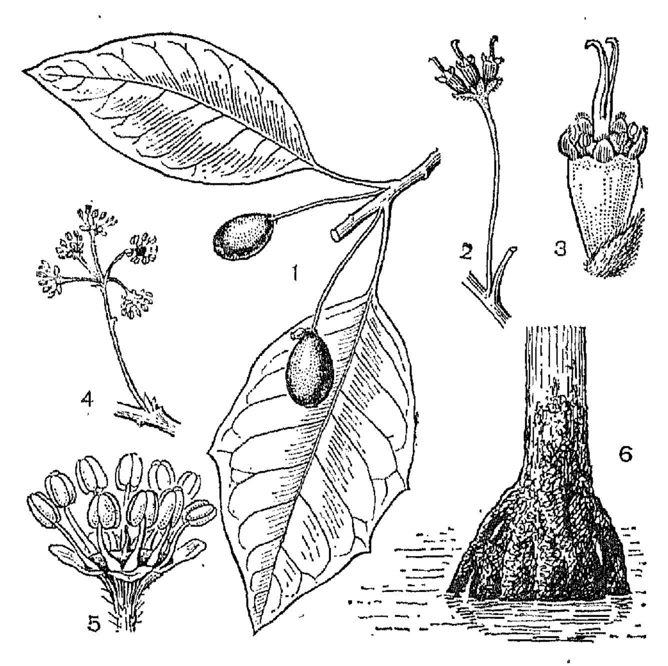



Рис. 150. Ниссовые.

Нисса водная (Nyssa aquatica): *1* — ветвь с плодами; *2* — соцветие с обоеполыми цветками; *3* — функционально женский цветок; *4* — соцветие мужского растения; *5* — мужской цветок; *6* — основание ствола.

## СЕМЕЙСТВО НИССОВЫЕ (NYSSACEAE)

В семействе ниссовых, имеющем общее происхождение с давидиевыми, всего два рода — *нисса* (Nyssa) с 6—7 видами и монотипный род *камптотека* (Camptotheca).

Все ниссовые являются листопадными деревьями, иногда и кустарниками с очередными цельными листьями без прилистников и с мелкими зеленовато-белыми (с 5-зубчатой чашечкой и обычно 5-лепестным венчиком) цветками, мужскими и обоеполыми. Те и другие собраны в обособленные, большей частью головчатые соцветия (рис. 150). В тех и других хорошо развит подушкообразный нектарный диск, что наряду с другими особенностями строения цветка говорит о приспособлении ниссовых к насекомоопылению, которое осуществляется в основном пчелами.

Род *нисса* (Nyssa) характеризуется разорванным ареалом — остатком обширной области распространения рода в третичное время: 4—5 ее видов ныне обитают в Атлантической Северной Америке, два — в Южной и Юго-Восточной Азии (карта 11). Виды ниссы всегда двудомные, с пазушными головчатыми соцветиями двух типов: на мужских растениях они многоцветковые, с 5—12 тычинками в цветке; на женских — из (1) 2—8 функционально женских цветков с ценокарпным псевдомономерным гинецеем и с 8—12 тычинками, часто более или менее стерильными (рис. 150).

Своеобразным представителем рода является *нисса водная* (N. aquatica), участвующая наряду с болотным кипарисом (Taxodium distichum) в сложении древостоя заболоченных лесов на низменностях юго-востока США, особенно в бассейне реки Миссисипи и на Севере Флориды. Поверхность почвы в этих трясинах бо́льшую часть года покрыта водой. Редкое и кратковременное высыхание почвы, позволяющее прорасти семенам как болотного кипариса, так и ниссы водной, происходит обычно раз в 10—20 лет. В основании высокого (до 38 м) ствола, как у болотного кипариса, развивается конусовидное утолщение, часто полое внутри. Это свойственно и растущей тут же *ниссе двухцветковой* (N. biflora), впрочем чаще распространенной, и даже чистыми зарослями, на более мелководных болотах. На болотах Западной Флориды этот древесный вид приобретает характер маленького кустарника, высотой около 1 м, сильно разветвленного и как бы подстриженного, осенью усыпанного многочисленными плодами.

Наиболее широко распространенным американским видом рода является *нисса лесная* (N. sylvatica). Она встречается в мезофитных широколиственных и смешанных лесах во всех штатах США к востоку от Миссисипи, заходя и на юг Канады, а на юго-западе ареала известная даже в Мексике. Это прямоствольное дерево высотой до 28 м, а по некоторым данным (в возрасте около 400 лет) и до 40 м иногда называют «черным эвкалиптом»; с возрастом глубоко бороздчатые стволы этой ниссы покрываются черной коркой. И еще интересная особенность. Горизонтально распростертые в почве микоризоносные корни легко дают корневые отпрыски, а при их подрастании — иногда целые заросли. В штате Пенсильвания было обнаружено баньяновидное дерево-роща этой ниссы, широкая общая крона которой подпиралась 180 стволами. Листья ниссы лесной перед опадением краснеют и по богатству осенней окраски этот вид соперничает с прославленным американским кленом красным (Acer rubrum).

Обширная азиатская часть ареала рода поделена между двумя видами. На северо-востоке, в составе необычайно богатых мезофитных горных лесов южных провинций Китая, встречается самый примитивный представитель рода *нисса китайская* (N. sinensis). В лесу прямоствольное дерево, а по берегам горных рек иногда и кустарник, эта нисса наиболее близка, в частности, и по яркой осенней раскраске листьев к своему американскому двойнику — ниссе лесной.

*Нисса яванская* (N. javanica) — высокое дерево, иногда даже с досковидными корнями — единственный вид рода, доходящий в своем распространении на юг до экватора. По всему своему ареалу, от Восточных Гималаев и Южного Китая до Малайского архипелага (Ява, Суматра, Калимантан), она растет в девственных горных тропических лесах. Листья ниссы яванской крупные, длиной подчас до 20—23 см, кожистые, нередко с заметным капельным острием. Но даже близ экватора это тропическое дерево остается листопадным, сбрасывая листву, правда, на очень короткое время.

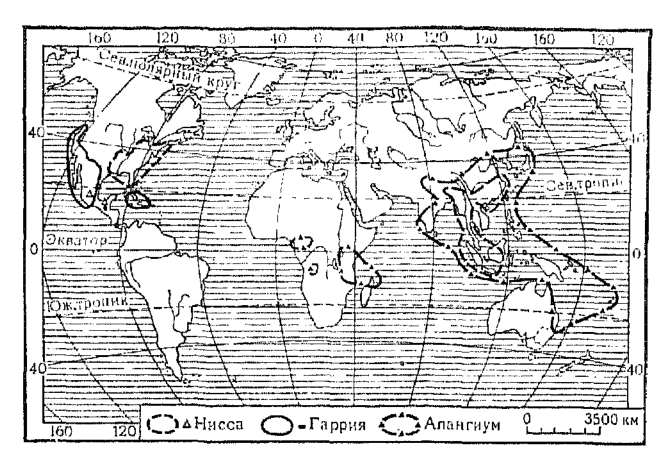
Единственный вид рода камптотека *камптотека остроконечная* (Camptotheca acuminata) обитает в горных лесах Юго-Западного Китая — убежища многих древних реликтовых видов. От близкого рода нисса это стройное дерево с голыми яйцевидными листьями отличается во многих отношениях. Это однодомное, а не двудомное, как ниссы, растение. Соцветия ее не пазушные, как в роде нисса, а терминальные. Многоцветковыми здесь являются соцветия не только с мужскими цветками, но и с цветками обоеполыми, в связи с чем последние по отцветании представляют плотную шаровидную головку из большого числа плодов. Сами плоды вытянутые, сплющенные и крылатковидные, с пробковым мезокарпием и тонким эндокарпием, в отличие от типичных сочных плодов-костянок, свойственных ниссам.

Плоды нисс ярко окрашенные (синие, красные, пурпурные), поедают их, распространяя семена, различные птицы, в том числе (в Америке) не только насекомоядные, но и плодоядные американские дятлы. Есть сведения об участии в распространении плодов нисс и грызунов.

Американские виды рода нисса уже давно и довольно широко использует человек. Древесину под торговым названием тупело, которое придают и самим видам (водный, черный, болотный, лесной тупело), используют для изготовления деталей машин, в подводных сооружениях, в столярном деле и даже как резонансную при изготовлении музыкальных инструментов. Распространены американские ниссы и в культуре, в частности в коллекциях садов на юге СССР как оригинальные и красивые парковые породы.

## СЕМЕЙСТВО АЛАНГИЕВЫЕ (ALANGIACEAE)

Единственный род семейства *алангиум* (Alangium) включает 20 видов, распространенных от Западной Африки до островов Тихого океана (карта 11), но наиболее богато представленных на островах Малайского архипелага. Только на востоке Азии ареал рода далеко выходит за пределы тропиков; *алангиум платанолистный*



Карта 11. Ареалы родов нисса, гаррия и алангиум.

(A. platanifolium) — единственный в роде листопадный вид (остальные виды вечнозеленые) — обитает в лесах Центрального Китая, Японии и Кореи, доходя в последнем случае почти до самой границы с СССР.

Бóльшая часть видов рода — деревья, иногда кустарники низменных и горных тропических дождевых лесов. Обычно это деревья средней величины и лишь немногие, как *алангиум Ридля* (A. ridleyi), достигают, и то редко, 40-метровой высоты. Этот алангиум, как и другой индонезийский вид — *алангиум благородный* (A. nobile), образует иногда ходульные корни. Еще один вид из той же области — *алангиум Гриффита* (A. griffithii) — развивает у основания ствола невысокие, но характерные досковидные корни. То прямым деревцем, то шиповатой лианой представлен *алангиум шалфеелистный* (A. salviifolium) — один из наиболее распространенных видов рода; его ареал протягивается от экваториальной Западной Африки через область Великих африканских гор и далее на запад до Индонезии.

Для алангиумов характерны очередные простые листья без прилистников, у одних представителей рода цельные, яйцевидные, эллиптические, продолговато-эллиптические, у других — пальчатолопастные, похожие на листья платанов (Platanus) или кленов (Acer), но часто со скошенным основанием, что делает их асимметричными. Листья некоторых видов имеют капельные острия. В пазухах листьев развиваются некрупные малоцветковые соцветия цимоидного типа (рис. 151).

Для рода характерна обоеполость цветков, лишь иногда с тенденцией к однополости. Так, у алангиумов Гриффита и шалфеелистного встречались растения со стерильными пыльниками в цветках, а недавно открытый на Мада-

гаскаре *алангиум гризолеевидный* (A. grisolleoides) оказался растением двудомным.

Правильные цветки у видов рода 4—10-членные. Их отличительной чертой являются отгибающиеся вниз и заворачивающиеся линейные или ремневидные лепестки — белые, кремовые, желтоватые. В отношении числа тычинок виды рода делятся на две группы — у одних тычинок столько, сколько лепестков, у других — их в 2—4 раза больше. У основания длинного столбика, венчая дву- или одногнездную нижнюю завязь, располагается кольцевой подушкообразный железистый диск. Ароматные цветки алангиумов (у алангиума благородного, например, с запахом гиацинта) привлекают пчел и других опылителей из мира насекомых.

Разнообразную окраску имеют односемянные плоды костянки — красные, желтые, синие, темно-фиолетовые и даже почти черные. Они распространяются не только птицами, но и такими млекопитающими тропического леса, как мелкие белки и маленькие полуобезьяны из рода тупайя (Tupaia), которые подбирают опавшие на землю, часто недозрелые плоды, поедают их мякоть и разносят семена, защищенные более или менее прочным эндокарпием.

Алангиумы имеют только местное применение. Листья *алангиума китайского* (A. chinense) идут на корм скоту, а стволы используются для постройки хижин. Некоторые виды как весьма декоративные выращивают в тропиках и субтропиках в городских парках. Но особенно разнообразно применение видов рода в народной медицине. Так, отвар листьев алангиума шалфеелистного применяют в странах Индокитая в припарках при ревматизме, а кора его корней считается в Индии эффективным отхаркивающим и рвотным, а также средством для лечения кожных заболеваний и даже проказы.

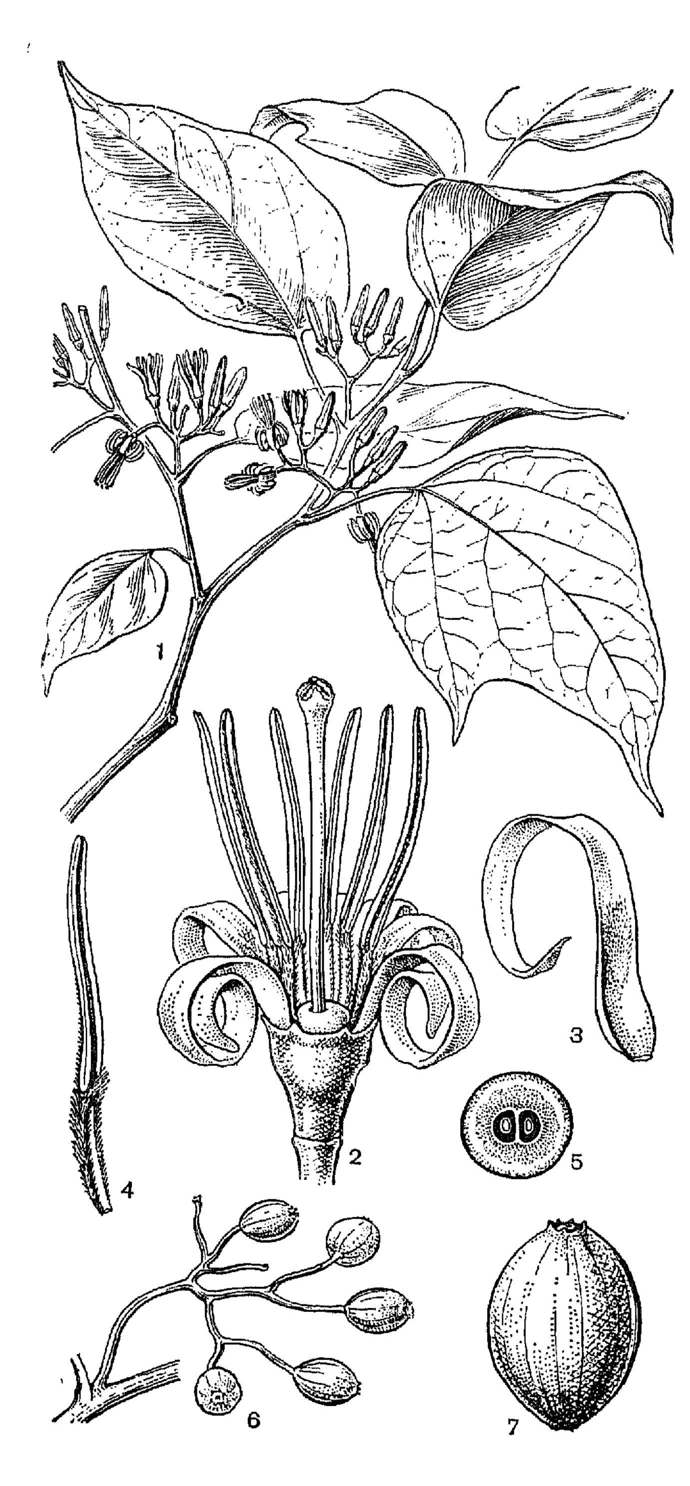



Рис. 151. Алангиум китайский (Alangium chinense):
1 — ветвь с цветками; 2 — цветок; 3 — лепесток; 4 — тычинка; 5 — завязь на поперечном разрезе; 6 — часть соцветия с плодами; 7 — плод.

## СЕМЕЙСТВО КИЗИЛОВЫЕ (CORNACEAE)

Кизиловые включают 3—4 рода и около 65 видов. Они распространены в субтропических и умеренных областях северного полушария, а также в Арктике (некоторые виды рода *кизил* — Cornus), в Южной Африке (монотипный род *куртисия* — Curtisia), в тропической Африке (один вид кизила) и в Индо-Малезии (род *мастиксия* — Mastixia).

Виды кизиловых — вечнозеленые или чаще листопадные деревья или кустарники, редко корневищные полукустарники почти травянистого типа, с очередными или чаще супротивными, цельными, перистонервными листьями, лишенные прилистников. Цветки в различного рода верхоцветных соцветиях, мелкие, 4—5-членные, обычно обоеполые, очень редко дву-

домные. Чашечка обычно мелкозубчатая, с 4—5 зубцами. Лепестков и тычинок по 4—5. Тычинки прикреплены к краю нектарного диска и чередуются с лепестками. Гинецей обычно из 2, реже из 3—4 плодолистиков, с простым столбиком с головчатым рыльцем; завязь нижняя, 1—4-гнездная, чаще всего 2-гнездная, с 1 висячим семязачатком в каждом гнезде. Плод — костянка. Семена с длинным зародышем и мясистым эндоспермом.

Разными авторами объем семейства понимается очень по-разному. В принятом в настоящем издании понимании объема этого семейства оно состоит их трех подсемейств: собственно кизиловые (Cornoideae), куртисиевые (Curtisioideae) и мастиксиевые (Mastixioideae).

Хотя подсемейство кизиловых достаточно легко отличается от остальных двух подсемейств, вопрос, сколько в нем родов, остается до сих пор спорным. Одни авторы, следуя Линнею, включают все виды этого подсемейства в один род кизил; другие, в том числе такие крупные систематики, как Дж. Хатчинсон и А. И. Пояркова, считают его подроды самостоятельными родами. Не вдаваясь в дискуссию, мы возьмем за основу первую, в настоящее время более принятую точку зрения.

В принятом здесь широком понимании род кизил (Cornus) не только в семействе, но и во всем порядке кизиловых является наиболее богато представленным и наиболее широко распространенным. К нему относится около 50 видов, обитающих в основном в умеренных областях северного полушария. Немногими видами кизил представлен также к северу и к югу от этого обширнейшего пояса Земли, севернее — в южной тундре, а к югу — в горах тропического пояса.

При таком широком распространении виды рода достаточно разнообразны по приспособленности к среде обитания, в частности и по жизненным формам. Чаще всего это листопадные деревья и кустарники, немногие виды являются низкорослыми полукустарничками почти травянистого типа, листья у кизилов супротивные, реже очередные, с цельной листовой пластинкой и без прилистников. Цветки 4-членные, с 4 мелкими зубцами или лопастями чашечки и с 4 белыми, пурпурными или желтыми лепестками. Несмотря на довольно яркий цвет венчика, цветки настолько мелки, что были бы незаметными, если бы не объединение их в верхушечные или пазушные вильчато разветвленные верхоцветные соцветия, иногда принимающие вид ложных зонтика или головки. Еще более привлекательными и издали приманивающими опылителей являются соцветия ряда видов, окруженные снизу оберткой из крупных ярких лепестковидных брактей. В этом случае целое соцветие может быть принято за крупный красивый одиночный цветок (табл. 39).

В цветках кизила можно видеть 4 чередующиеся с лепестками тычинки и столбик, у основания которого над нижней завязью располагается нектарный диск. К перекрестному опылению, которое осуществляется различными насекомыми (перепончатокрылыми, двукрылыми, мелкими ползающими жуками и др.), имеется ряд приспособлений. У одних видов это протандрия, у других — разная длина столбика и тычинок. Но возможно и самоопыление, точнее, гейтоногамия, когда расходящиеся тычинки цветка приходят в соприкосновение с соседними цветками соцветия. Костянки кизилов шаровидные или эллипсовидные, имеют яркую окраску (ярко-красные, оранжево-красные, синие, сине-черные, черные или белые) и привлекают птиц, поедающих мякоть и распространяющих заключенные в косточку семена.

Из 13 встречающихся в СССР видов кизила наиболее известным и полезным является *кизил мужской* (C. mas). Это крупный, высотой до 4—5 м, многоствольный кустарник, иногда принимающий форму невысокого (5—7, редко до 9 м) деревца. Кизил мужской широко распространен в горах (от предгорий до 700—800 м) Кавказа и Крыма, растет также на юге европейской части СССР, а за пределами нашей страны — в Южной и Средней Европе и в Малой Азии. Это очень неприхотливое растение. Его можно встретить на склонах всех экспозиций, на самых разнообразных почвах, включая сухие щебнистые, в подлеске лиственных лесов, в зарослях кустарников и на открытых солнечных склонах; поверхностная микоризоносная корневая система позволяет кизилу закрепляться даже на значительной крутизне.

Кизил мужской цветет до появления листьев, и в марте — апреле его широкая крона уже издали узнается по сплошному желтому покрову из зонтиковидных соцветий. В это время кизил интенсивно посещают насекомые, в том числе пчелы, дающие обильный взяток ранневесеннего меда. Красив этот кустарник и осенью, когда созревают в изобилии его темно-красные плоды. Распространяют костянки кизила различные птицы — галки, сойки, грачи и др. По наблюдениям (в Закавказье) известного лесовода П. З. Виноградова-Никитина, дятлы, поедая мякоть плода кизила, разбивают затем косточку, вставляя ее в углубление, предварительно пробитое в коре ближайших деревьев. «В соседстве с зарослями кизила,— отмечает исследователь,— толстая кора сосен, граба и дуба бывает усеяна такими заколоченными косточками».

Кизил мужской — разносторонне полезное растение. Особенно велико его значение как

одного из наиболее ценных диких плодовых. Вкусные кисло-сладкие плоды этого кизила, богатые сахарами, органическими кислотами и витамином С, употребляют в пищу в свежем и сухом виде, готовят из них кисели, компоты, прекрасное варенье, перерабатывают на повидло, джем, мармелад, зефир, пастилу, начинку для конфет, используют в приготовлении прохладительных напитков, настоек, ликера, а в некоторых районах Закавказья также особого кизилового супа. Но, пожалуй, главным видом использования на Кавказе издавна является приготовление лаваша — тонких темно-красных лепешек из высушенной на солнце кашицы, в которую предварительно превращают мякоть зрелых плодов. Кизиловый лаваш ценен как отличная приправа к различным жидким блюдам, плову, одновременно как долго сохраняющийся продукт для приготовления различных кондитерских изделий и как противоцинготное средство. Вообще плоды (как и листья) кизила мужского с давних времен применяют в народной медицине в основном для лечения желудочно-кишечных и простудных заболеваний. Насколько древним является использование плодов этого растения, показывают находки его косточек в остатках свайных построек в Швейцарии.

Также древним, восходящим к бронзовому веку является применение твердой как рог (название рода Cornus от лат. cornu—рог) и очень красивой древесины кизила мужского для различных поделок—рукояток мечей, палок-тростей и т. д. В одном из европейских музеев (в Нюрнберге) хранились одни из первых часов, колесики которых были выточены из кизиловой древесины. В столярном и токарном производстве последняя шла и идет на изготовление текстильных челноков, пуговиц, тростей, рукояток и т. д. Хотя кизил мужской и введен в культуру и создан целый ряд его сортов, он как ценное растение, к тому же еще и декоративное, медоносное и дубильное, заслуживает более широкого культивирования.

Из кизилов с головковидными соцветиями следует назвать культивируемый на Черноморском побережье Кавказа гималайско-китайский вид — *кизил головчатый* (C. capitata, табл. 39). Свое другое название «клубничное дерево» это красивое вечнозеленое растение получило именно в связи с образованием плотных головчатых соцветий, развивающихся в в сочные, похожие на клубничины, съедобные плоды с клубничным ароматом (рис. 152). Необычайно декоративно одно из красивейших листопадных деревьев Нового Света — *кизил цветущий* (C. florida), распространенный в лиственных лесах запада Северной Америки и также введенное в культуру в СССР (на Кав-

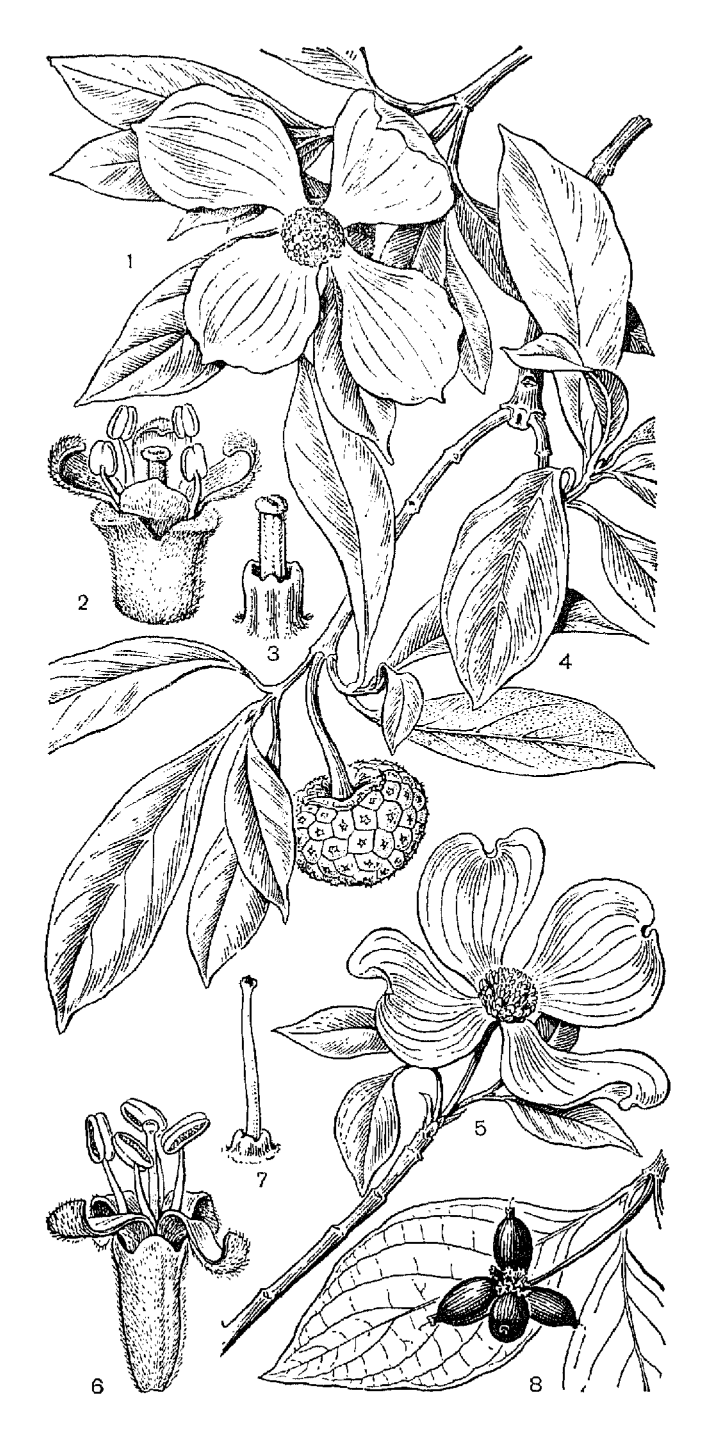



Рис. 152. Виды кизила (Cornus).

Кизил головчатый (C. capitata): *1* — ветвь с головчатым соцветием и лепестковидными брактеями; *2* — цветок; *3* — столбик с диском в основании; *4* — плодоносящая ветвь. Кизил цветущий (C. florida): *5* — ветвь с головчатым соцветием и лепестковидными брактеями; *6* — цветок; *7* — столбик с диском в основании; *8* — ветвь с плодами.

казе и в Крыму). Его раскидистая крона весной, еще до распускания листвы, одевается снежно-белым покровом из крупных «цветков», в действительности — соцветий с оберткой из лепестковидных брактей.

Всего два вида кизила относятся к «травам», точнее, к полукустарникам с деревянистыми ползучими подземными побегами, от которых отрастают невысокие (от 6 до 25 см), отмирающие осенью и деревенеющие только в основании надземные побеги. Таковы *кизил*, или *дерн шведский* (C. suecica, табл. 39) и *кизил канадский* (C. canadensis), заросли которых едва возвышаются над моховым покровом. Первый распространен циркумполярно в южной тундре, лесотундре и в подзоне северной тайги Европы, Восточной Азии и Северной Америки, второй — во мшистых лесах Восточной Азии и двух (восточной и западной) разобщенных областях Северной Америки. На таблице 39 представлены фотографии зарослей кизила шведского, нарядных как в состоянии цветения (с оберткой из белых брактей у соцветий), так и в фазу плодоношения.

Изолированное положение в роде занимает единственный африканский его вид и единственное в роде двудомное растение — *кизил Фолькенса* (C. volkensii), некоторыми ботаниками рассматриваемый как представитель отдельного монотипного рода *афрокрания* (Afrocrania). Это невысокое дерево, распространенное в горных областях Восточной Африки, от стран экваториальных (Заир, Руанда, Бурунди, Уганда, Кения) на юг до Зимбабве и Мозамбика, на высотах от 1800 до 3000 м над уровнем моря. Близ верхней границы леса на высочайших африканских горах это дерево, часто с узловатыми ветвями, покрытыми лишайниками, то встречается одиночно, то образует своеобразные кизиловые леса.

Следующее подсемейство — куртисиевые, выделяемое некоторыми ботаниками в отдельное семейство, состоит из одного рода *куртисия* (Curtisia). Единственный вид куртисии — *куртисия зубчатая* (C. dentata) — встречается в горах южных и восточных областей Южной Африки. Она входит в состав кое-где сохранившихся здесь (в лощинах, на склонах) субтропических лесов, часто с господством в первом ярусе хвойных из рода подокарпус. Сама куртисия, относящаяся ко второму ярусу древостоя, является невысоким вечнозеленым деревом с крупными супротивными листьями. Мясисто-кожистая, сверху глянцевитая, снизу более или менее ржаво-войлочная от звездчатых волосков, по краю зубчатая листовая пластинка куртисии несколько напоминает внешне лист бука (отсюда старое название вида — куртисия буковая). Мелкие 4-членные обоеполые цветки собраны в верхушечное соцветие, а плоды — маленькие, увенчанные остающейся чашечкой, снежно-белые, шаровидные, 4-гнездные костянки с 1 семенем в каждой косточке.

Местное название куртисии — ассегайя — связано с использованием в прошлом ее твердой древесины южноафриканскими аборигенами для изготовления ассегаев — легких метательных копий, применявшихся на охоте и войнах.

Третье подсемейство — мастиксиевые — также выделяется иногда в отдельное семейство мастиксиевые. В него входит один род *мастиксия* (Mastixia), обитающий только в тропиках. По данным специальной монографии, опубликованной недавно (1976) английским ботаником К. Метью, к этому роду относится 13 видов, распространенных от берегов Западной Индии и Шри-Ланки до Новой Гвинеи и Соломоновых островов, а на севере доходящих до Юго-Западного Китая (Юньнань).

Мастиксии — вечнозеленые деревья низменных и горных тропических дождевых лесов. Обычно это прямоствольные деревья средней величины, смолистые, с сильно развитой сердцевиной и иногда с досковидными корнями. Как гигант выделяется в роде обитатель горных лесов Индии, Бирмы и Таиланда *мастиксия бересклетовая* (M. euonymoides), достигающая в высоту 60 м со стволом диаметром до 2,5 м. Супротивные или очередные листья мастиксий имеют типичное для дождевого тропического леса строение — они цельнокрайные, кожистые, с более или менее выступающим капельным острием.

Мелкие цветки мастиксий собраны на концах ветвей в некрупные (часто длиной всего 5—8 см), многочисленные волосистые метельчатые соцветия. Они зеленоватые, желтоватые или белые, 4—5-членные, с колокольчатой трубкой чашечки и кожистыми лепестками. Плоды — 1-семянные костянки — варьируют у разных видов от пурпурных до синих и почти черных. О распространении этих сочных плодов нет сведений; можно думать, что их разносят птицы. Впрочем, описан случай поедания мясистой мякоти и, очевидно, разноса опавших с дерева костянок грызунами.

## СЕМЕЙСТВО АУКУБОВЫЕ (AUCUBACEAE)

В семействе один род *аукуба* (Aucuba), содержащий 6 видов, распространенных главным образом в Китае, а также в Восточных Гималаях, в Верхней Бирме, Южной Корее и Японии.

Виды аукубы — вечнозеленые кустарники, редко деревья, как юньнанская *аукуба мушмулолистная* (A. eriobotryifolia) или *аукуба гималайская* (A. himalaica). Но наиболее извест-

Рис. 153. Аукуба японская (Aucuba japonica):

*1* — ветвь женского растения с соцветием и плодами; *2* — женский цветок; *3* — ветвь мужского растения с соцветием; *4* — мужской цветок; *5* — лист аукубы японской формы пестрой (A. japonica f. variegata).

ным представителем рода является обитатель субтропических лесов Японии *аукуба японская* (A. japonica, рис. 153). Этот кустарник высотой до 5 м настолько теневынослив, что, по словам А. Н. Краснова, в глубокой тени лесов в подлеске, кроме аукубы, подчас ничего не растет.

Листья аукубы супротивные, блестящие, цельнокрайные или зубчатые, лишенные прилистников. Цветки мелкие, в волосистых метелках, 4-членные, однополые, двудомные, огненно-пурпуровые. Завязь с коротким толстым столбиком с косым головчатым рыльцем, 1-гнездная, с 1 висячим семязачатком. Ягода увенчана остающейся чашечкой, ярко-красная или оранжевая. Семя с очень маленьким коротким зародышем на верхушечке обильного эндосперма.

Еще в 1783 г. аукуба японская впервые была интродуцирована в Европу. Затем благодаря высокой декоративности, а также из-за легкости размножения как семенами, так и черенками она быстро и широко распространилась в культуре в открытом грунте (в России — на Кавказе с 80-х годов XIX в.), стала излюбленной в комнатной и оранжерейной культуре, притом в значительном числе культурных форм. Особенно оригинальны формы с листьями, украшенными то мелкими, то более крупными желтоватыми пятнами, придающими листу сходство с образцом золотоносной породы или... с ломтиком колбасы, откуда, очевидно, и произошли бытующие в народе названия аукубы «золотое дерево» и «колбасное дерево».

Листья видов аукубы чернеют при отмирании и в сушке. Аукуба японская была одним из трех растений, на которых немецкий физиолог Г. Молиш в 1931 г. открыл эффект «колец смерти» — образования на листе черных колец вокруг мест, к которым поднесена разогретая стеклянная трубка. Позднее было установлено, что как этот эффект, так и почернение отмирающих листьев обязаны распаду свойственного листьям аукубы иридоидного гликозида аукубина, обладающего, кстати, лечебным свойством — способностью повышать кислотность желудочного сока.

## СЕМЕЙСТВО ГАРРИЕВЫЕ (GARRYACEAE)

Небольшое обособленное и наиболее близкое к аукубовым семейство гарриевых представлено одним американским родом *гаррия* (Garrya). В этом роде, согласно новейшей (1978) монографии американского ботаника Д. Даллинга, всего 14 видов.

Ареал рода по своей форме напоминает веретено (карта 11). Суживаясь на севере в прити-

хоокеанской части штатов Вашингтон и Орегон, максимально расширяясь затем в засушливых областях юго-запада и юга Северной Америки (штаты Калифорния, Аризона и Нью-Мексико в США и вся Мексика), ареал снова сужается на юге Мексики и после значительного разрыва представлен изолированными «островками» в Гватемале, Панаме, на Кубе и Ямайке.

Подавляющее большинство видов гаррии — растения высокогорные, распространенные на высотах от 1000—1200 до 3000—3900 м. Лишь немногие можно встретить ниже, и только один вид — *гаррия эллиптическая* (G. elliptica) — обитает в основном на прибрежных песках побережья Тихого океана. В целом же виды рода приурочены к субтропическому поясу, ниже которого господствуют пустыни, а выше — высокогорные хвойные леса, в поясе преимущественного распространения жестколистных кустарниковых зарослей типа чапараль.

Как и другие компоненты этих зарослей, виды гаррии в большинстве случаев невысокие, в рост человека, и несколько выше кустарники, реже (в защищенных местах и особенно на юге ареала) невысокие деревья (до 7—13 м), и те и другие медленно растущие с отчетливыми, но узкими годичными слоями.

Гаррии (рис. 154) — растения вечнозеленые, и их почти супротивные, цельные, без прилистников листья прекрасно приспособлены к аридным условиям. Они толстые, кожистые, с нижней стороны, где расположены устьица, часто шелковистые от густого покрова из коротких одноклеточных волосков. Черты ксерофитов проявляются и в анатомии листа. Это и мощная кутикула, толстостенность многих клеток мезофилла, и укрепление его многочисленными склереидами, наконец, различные приспособления устьичного аппарата к уменьшению испарения.

Гаррии — ветроопыляемые и всегда двудомные растения. С этим связаны особенности строения их соцветий и цветков. Соцветия мужских и женских особей часто повислые, представляют собой сережковидные кисти или метелки с супротивными брактеями, в пазухах которых развиваются мелкие и сильно упрощенные мужские (с 4 тычинками) и женские (с одним бикарпеллятным гинецеем) цветки с более или менее редуцированным околоцветником. Эти черты на протяжении почти ста лет обманывали некоторых ботаников, включавших гарриевые в группу «сережчатых», в частности сближавших их с ивовыми. Современные исследования убедительно показали, что это сходство является следствием конвергенции, связанной с переходом к ветроопылению, и

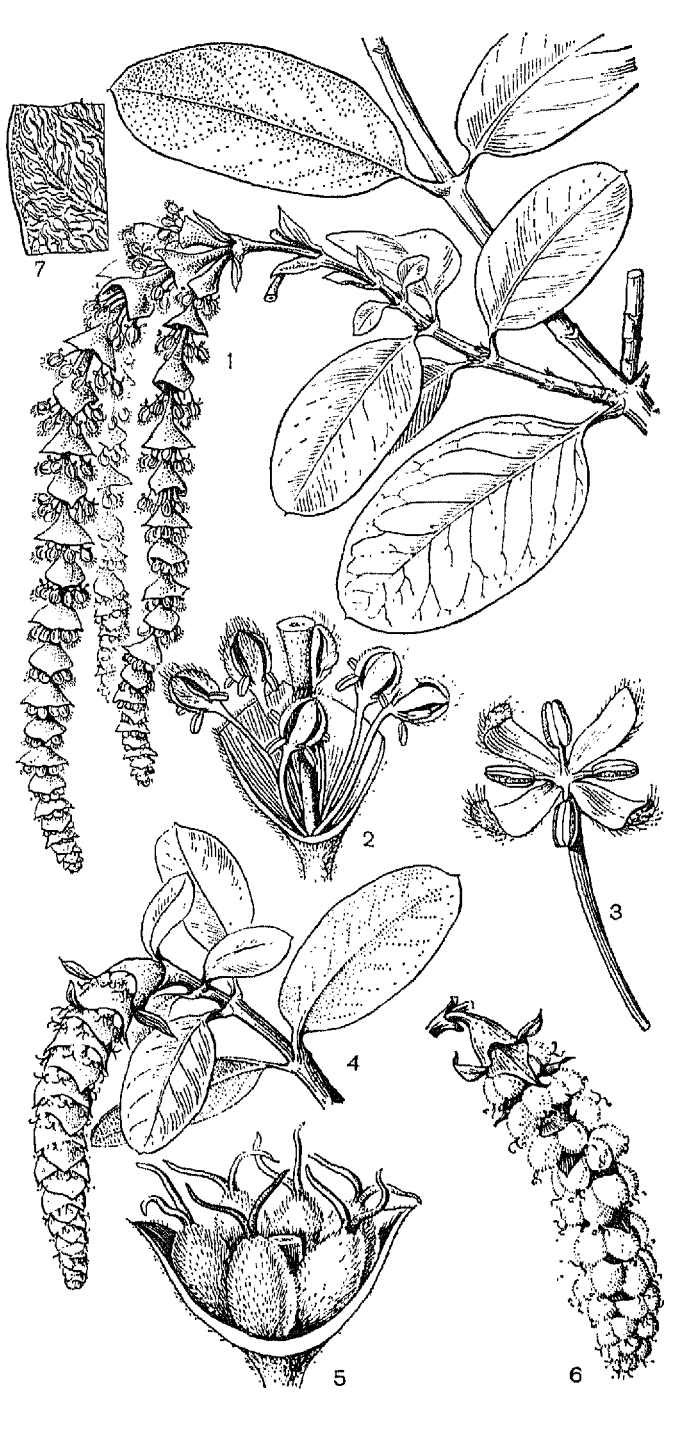



Рис. 154. Гаррия эллиптическая (Garrya elliptica):

*1* — ветвь мужского растения с соцветиями; *2* — часть соцветия с мужскими цветками; *3* — мужской цветок; *4* — ветвь женского растения с соцветием; *5* — соцветие с женскими цветками; *6* — соцветие с плодами; *7* — фрагмент листа (нижняя сторона) с волосками опушения.

Рис. 155. Хельвингия японская (Helwingia japonica):
1 — ветвь мужского растения с соцветиями; 2 — фрагмент листа с мужскими цветками; 3 — мужской цветок; 4 — ветвь женского растения с плодами; 5 — женский цветок; 6 — плод; 7 — плод (косточки), освобожденный от мякоти.

утвердили принадлежность гарриевых к порядку кизиловых.

Сами цветки гаррий хорошо приспособлены к ветроопылению. У мужских цветков между четырьмя сросшимися верхушками лепестками остаются щели, против которых расположены тычинки. Сквозь эти щели пыльца (при безветрии не выпадающая на почву) и выдувается ветром.

Двусемянные ягоды гаррий долгое время сохраняются на растении после созревания, когда они приобретают синюю, белую или бурую окраску. Мелкие семена выпадают из плода через проломы хрупкого экзокарпия, образованные действием ветра и дождей.

Некоторые виды гаррии как оригинальные декоративные кустарники выращивают в садах и парках многих стран с субтропическим климатом, в том числе и на юге СССР, но, хотя они и цветут, но не образуют местами плодов, поскольку, как, например, в Сухуми и Сочи, в одном месте растения только мужские, в другом — только женские.

Виды гаррии, содержащие в своих органах биологически активные вещества — алкалоиды, гликозид аукубин и флавоноиды, очевидно, перспективны в медицинском отношении и с глубокой древности применялись в народной медицине североамериканскими индейцами. Но высокая токсичность экстрактов пока что препятствует их использованию в научной медицине.

## СЕМЕЙСТВО ХЕЛЬВИНГИЕВЫЕ (HELWINGIACEAE)

Единственный род этого семейства *хельвингия* (Helwingia) отличается от всех других таксонов порядка кизиловых расположением соцветий на листьях (рис. 155). Такие эпифилльные соцветия, свойственные лишь немногим цветковым из других порядков и преимущественно из тропических и субтропических областей, присущи всем 4—5 видам хельвингии, распространенным в Восточных Гималаях, в Китае и Японии.

Хельвингии — невысокие (до 2 м) кустарники, реже (*хельвингия сычуанская* — H. szechuanensis) маленькие, высотой до 4 м, деревца. К общим особенностям рода относятся очередное, лишь иногда почти супротивное листорасположение, цельные пильчатые по краю листья на коротких черешках и с волосовидными, часто ветвистыми и рано опадающими прилистниками, отмеченная уже эпифилльность соцветий-зонтиков и структура цветков и плодов, которую мы рассмотрим на примере наиболее изученного вида *хельвингии японской* (H. japonica), являющейся полиплоидом (около 114—144 соматических хромосом вместо 38 у остальных видов рода).

Хельвингия японская (см. рис. 155) — довольно обычный листопадный кустарник лесов и рощ на холмах и невысоких горах Японии (крайний юго-запад острова Хоккайдо,

весь Хонсю, острова Сикоку и Кюсю), встречающийся также в Центральном и Западном Китае. Листья у этого вида яйцевидные до эллиптических, длиной от 3 до 10 см. На их верхней стороне на главной жилке, обычно ближе к основанию листа (у хельвингии сычуанской в его верхней половине или даже у самой верхушки листа), на очень коротких цветоносах располагаются малоцветковые зонтики из мелких бледно-зеленых цветков с незаметной чашечкой и обычно четырьмя лепестками. Как и другие виды рода, хельвингия японская двудомна. В мужских цветках от 3 до 5 тычинок и плоский нектарный диск, в женских диск конический, а гинецей, образованный 3—4 плодолистиками, по отцветании развивается в черную (у других хельвингий — красную) шаровидную костянку.

До недавнего времени необычное положение соцветий на листьях хельвингий объясняли так называемым эпифилльным сдвигом почки, т. е. срастанием с главной жилкой листа, закладывающегося в его пазухе соцветия. Однако недавно (1975) канадские ботаники Т. Дикинсон и Р. Сетлер, изучив в онтогенезе листья хельвингии японской, пришли к заключению, что зачаток цветочной почки в этом случае закладывается не как пазушное образование, а на самом листовом примордии, т. е. непосредственно на зачаточном листе.

## ПОРЯДОК АРАЛИЕВЫЕ (ARALIALES)

### СЕМЕЙСТВО АРАЛИЕВЫЕ (ARALIACEAE)

Семейство включает более 850 видов, относящихся примерно к 70 родам. Самый крупный — род *шефлера* (Schefflera, табл. 41), 250—300 видов которого представляют аралиевые во всех влажнотропических областях Земли, особенно богато в тропической Азии. Более 120 видов рода *ореопанакс* (Oreopanax) распространены в тропической и субтропической Америке. Наконец, в тропиках Старого Света обитает примерно 100 видов рода *полисциас* (Polyscias). Три тропических в основном рода — и более половины всех видов семейства! Зато большинство остальных родов включает всего по 2—5 (олиготипные) или по одному (монотипные) виду, примерно по 40% тех и других. И все эти виды — тоже большей частью жители тропиков.

Таким образом аралиевые — семейство в основном тропическое и субтропическое. Наиболее богато они представлены в Восточной и Юго-Восточной Азии, на островах Тихого океана и в Австралии, а также в тропической Америке, т. е. в областях, относящихся преимущественно к влажным тропикам и субтропикам.

Лишь немногие виды аралиевых распространены в умеренной зоне, при этом наблюдается их приуроченность к приокеаническим территориям материков. На западе Европы единственным представителем является плющ обыкновенный (Hedera helix), но только на юге советского Дальнего Востока, помимо женьшеня (Panax ginseng), в лесах распространено еще 9 видов. Это и высокое (до 28 м) дерево первого яруса южноуссурийских лесов *калопанакс семилопастный* (Kalopanax septemlobus), и колючие кустарники *элеутерококк колючий* (Eleutherococcus senticosus, табл. 41), *акантопанакс сидячецветковый* (Acanthopanax sessiliflorus) и высокогорная *заманиха*, или *оплопанакс высокий* (Oplopanax elatus, табл. 41). Наконец, это пять видов рода *аралия* (Aralia). Поразительно сходно с этим распространение аралиевых в умеренной зоне Северной Америки. На ее северо-западе до Южной Аляски встречается всего один вид — *оплопанакс ощетиненный* (O. horridus), настолько близкий к восточноазиатской заманихе, что в свое время их считали одним видом. А в лесах восточной части материка обитают два вида из того же рода панакс, что и женьшень и четыре вида аралии.

Аралиевые большей частью деревья и кустарники (в том числе лианы, эпифиты и полуэпифиты), редко кустарнички, полукустарники и многолетние корневищные травы. Самое высокое аралиевое — дерево тропических дождевых лесов Новой Гвинеи и ближайших (к востоку от нее) островов *гастония великолепная* (Gastonia spectabilis) со стволом высотой до 40 м, диаметром до 175 см. Насколько известно, это единственное аралиевое с досковидными корнями. Большинство же деревьев из аралиевых низкорослы, высотой до 10—15 м. Некоторые из них (представители разных родов) относятся к особой форме так называемых розеточных деревьев. Ствол их, по крайней мере в молодом возрасте, неветвящийся, крупные листья собраны расходящимся пучком наверху ствола, образуя ровную шаровидную крону. Аралиевые такого габитуса уже издали легко узнаются среди огромного разнообразия других тропических деревьев. С возрастом ствол может разделиться ложновильчато на две ветви, затем каждая из них на одном уровне может дать два или три новых ответвле-

ния, но и такая разветвленная верхушка нередко остается скрытой в пределах по-прежнему шаровидной кроны.

Многие роды аралиевых целиком или почти целиком представлены кустарниками. Типичным кустарником является элеутерококк колючий (табл. 41), ветвящиеся от основания побеги которого покрыты тонкими игольчатыми шипами, с чем связаны бытующие на Дальнем Востоке его народные названия «чертов куст» и «нетронник». Попутно отметим, что колючесть стволов и ветвей в ряде случаев также черешков и листовых пластинок, характерная для многих аралиевых и, несомненно, защищающая их от животных, является, как правило, хорошим родовым признаком, в частности диагностическим признаком таких родов, как *тревезия* (Trevesia), *брассайопсис* (Brassaiopsis), оплопанакс (Oplopanax) и ряда других.

Лианы в семействе только древовидные, но относятся к разным типам. Наиболее примитивный тип представлен монотипным родом *тупидантус* (Tupidanthus). Одно из древнейших аралиевых *тупидантус колпачковый* (T. calyptratus), обитающий в горных лесах Индии (Восточные Гималаи), Китая (Юньнань), Таиланда, Бирмы и Вьетнама, первые годы растет как обычное неветвящееся дерево, но позднее обвивает близстоящее дерево-хозяин, поднимаясь по нему на высоту 20 м и более. Кустарниковые лианы, напротив, почти с самого начала развития приобретают черты лиан, примером чего может служить широко распространенный в тропической Азии *акантопанакс трехлистный* (Acanthopanax trifoliatus) с его гибкими шиповатыми побегами, цепляющимися за окружающие кустарники.

Наиболее специализированный тип лиан представляют виды плюща. У этих «лиан-корнелазов» молодые вегетативные побеги прикрепляются к опоре придаточными корнями-прицепками. Совершенно другой характер имеют их репродуктивные побеги (табл. 39). Они короткие, свободно возвышаются над мозаичным покровом плюща, лишены корней-прицепок и несут листья столь отличные от листьев стерильных побегов, что те и другие можно принять за листья разных растений. С возрастом главные оси стеблей, утолщаясь, превращаются в искривленные, покрытые коркой стволы, иногда достигающие в обхвате 2 м. От Канарских островов до Тихого океана распространено около 15 видов плюща. Из них особо следует упомянуть крупнолистный *плющ колхидский* (Hedera colchica, табл. 41) целым водопадом листьев покрывающий стволы деревьев в богатых колхидских лесах. Близкие виды растут в Китае. Для корней плюща обыкновенного (как и у ряда других аралиевых) характерна эндомикориза. В то же время на них можно встретить паразитирующую заразиху плющевую (Orobanche hederae). По другую сторону экватора на корнях ряда новозеландских аралиевых паразитирует эндемичный для Новой Зеландии своеобразный цветковый паразит из семейства баланофоровых (Balanophoraceae) дактилантус Тейлора (Dactylanthus taylorii).

Некоторые тропические аралиевые проявляют способность к эпифитному и полуэпифитному образу жизни. К полуэпифитам принадлежит ряд видов шефлеры, как азиатских, так и южноамериканских. Они поселяются на стволах деревьев тропического дождевого леса, часто на большой высоте. Там и здесь под пологом крон можно увидеть свисающий вдоль ствола дерева-хозяина и укоренившийся в почве канатовидный воздушный корень, и только подняв голову, заметить в просветах между ветвями сам полуэпифит с его пальчатосложными листьями.

Многолетние травянистые растения в семействе немногочисленны. В северном полушарии это 7—8 видов рода панакс, а в южном — род *стильбокарпа* (Stilbocarpa), включающий три вечнозеленых вида, образующих заросли в суровых условиях крайнего юга Новой Зеландии и прилегающих субантарктических островов. Немногочисленные травянистые и полукустарниковые виды имеются, кроме того, среди аралий и в немногих других родах.

Весьма своеобразна жизненная форма видов рода панакс, в частности женьшеня. Для этого реликтового растения тенистых хвойно-широколиственных лесов юга советского Дальнего Востока, севера Кореи и северо-востока Китая характерно крайне медленное развитие. Семена в природе прорастают не ранее чем на второй год после рассеивания. Строение взрослого надземного побега достигается обычно только у 8—10-летних растений. У взрослого женьшеня на верхушке прямого тонкого стебля изящной правильной розеткой располагаются на длинных черешках пятипальчатосложные листья, а из центра этой розетки как продолжение стебля поднимается цветонос с простым зонтиком мелких невзрачных цветков, позднее ярко-красных плодов-костянок (табл. 41).

Постоянными многолетними органами женьшеня являются корневище и мясистый главный корень, причем это редкий среди корневищных трав случай длительного, в течение многих десятилетий, сосуществования того и другого. При ежегодном осеннем опадении листьев со стеблем на корневище остаются рубцы, по числу которых можно установить возраст растения. Самые крупные из найденных «корней», массой до 300—400 г, могут быть старше многих окру-

жающих женьшень древесных пород, имея возраст до 200 и, возможно, более лет. И сколько же интересного и необычного происходит за столь долгую жизнь! Это и ежегодное сокращение корня и втягивание им в почву подрастающего корневища, вследствие чего сам корень прячется в землю и постепенно приобретает наклонное, а затем и горизонтальное положение. Это и способность корня с корневищем после сильных повреждений впадать в «сон», продолжающийся годы и даже десятки лет, и многое другое, дававшее в древности пищу для всяческих суеверий.

Листорасположение у большинства аралиевых очередное. Листья в подавляющем большинстве сложные, иногда очень крупные в семействе листья, достигающие вместе с черешком трехметровой длины. Наиболее часты пальчатосложные листья, характерные для видов огромного рода шефлера, а также для многих других родов. У разных представителей они значительно отличаются по величине, по числу листочков в листе, по их форме и расчлененности. И. В. Грушвицким и Н. Т. Скворцовой (1970) было показано, что у некоторых видов шефлеры пальчатосложные листья их предков в ходе эволюции преобразовались в своеобразные пучковатосложные листья, многочисленные листочки которых расположены на конце черешка не веером, как обычно, а пучком как цветки в зонтике.

Аралиевых с перистосложными (до трижды перистых) листьями меньше. Помимо крупного рода полисциас, сюда из упомянутых выше относятся виды родов аралия и гастония.

Разнообразны в семействе и различные типы простых листьев от цельных, иногда очень крупных (длиной почти 1,5 м) до пальчатых и перистых с различной степенью расчлененности листовой пластинки. Наконец, на простые цельные листья внешне похожи сложные однолисточковые листья некоторых аралиевых, например из числа мадагаскарских видов полисциаса.

Общим для подавляющего большинства аралиевых является роднящее их с зонтичными наличие в основании черешка широкого и более или менее охватывающего стебель влагалища. При опадении листьев на стебле остаются заметные листовые рубцы серповидной формы с 5, 7, 9 и значительно большим числом следов проводящих пучков.

В жизни тропических видов сильно развитые влагалища имеют большое значение: они поддерживают крупные и тяжелые листья, а вместе с прилистниками, то образующими каемки по краям влагалища, то срастающимися в пазушный язычок, защищают спящие и особенно верхушечные почки с зачатками побегов, заменяя отсутствующие в этом случае почечные чешуи.

Соцветия у аралиевых очень разнообразны как по размерам, так и по строению. В большинстве случаев это сильно разветвленные соцветия, которые при всех отличиях до сих пор принято обозначать одним сборным термином — метелка. Элементарной частью в них у большинства родов является зонтик, реже головка, кисть или колос. На разных представителях аралиевых можно проследить фактически все этапы упрощения от крупных сложно разветвленных соцветий до максимально редуцированных, состоящих всего из одного простого зонтика, как у женьшеня (табл. 41). Метельчатые соцветия аралиевых могут быть очень крупными.

У аралиевых поликарпиков в зависимости от темпов развития соцветия оно зацветает в одних случаях как терминальное (при быстром развитии), в других как боковое по положению. В последнем, нередком у аралиевых случае пробуждающуюся на верхушке побега цветочную почку перевершинивают одна (при симподиальном ветвлении ствола) или две (при ветвлении ложновильчатом) вегетативные ветви, и к моменту цветения соцветие соответственно представляется боковым или оказывается зажатым в развилке ствола. И уж совсем необычный вид имеют репродуктивные побеги таких примитивных аралиевых, как тупидантус, гоастония великолепная и некоторые шефлеры, развитие соцветия у которых растягивается на несколько лет. По длине побега у них можно видеть одновременно соцветия на всех этапах формирования от терминальной цветочной почки, ниже — развертывающегося соцветия в бутонах, еще ниже — вполне развернувшегося соцветия и до соцветия со зрелыми плодами (рис. 156).

Насколько крупными и заметными уже издали являются соцветия аралиевых, настолько мелки и невзрачны, как правило, их цветки. Если для примера рассмотреть их у наиболее известных представителей — плюща и женьшеня, то цветок аралиевых можно характеризовать как свободнолепестный, правильный, обоеполый, пятичленный, с мелкими зубчиками чашечки, с пятью неяркими широкими в основании лепестками, с пятью чередующимися с ними тычинками, наконец, с нижней пяти- (у плюща) или двугнездной (у женьшеня) завязью, увенчанной соответственно пятью или двумя столбиками, у основания которых, прикрывая завязь, расположен нектароносный диск. Такой цветок действительно наиболее характерен для аралиевых и по своему плану очень близок к цветку зонтичных. Одна-

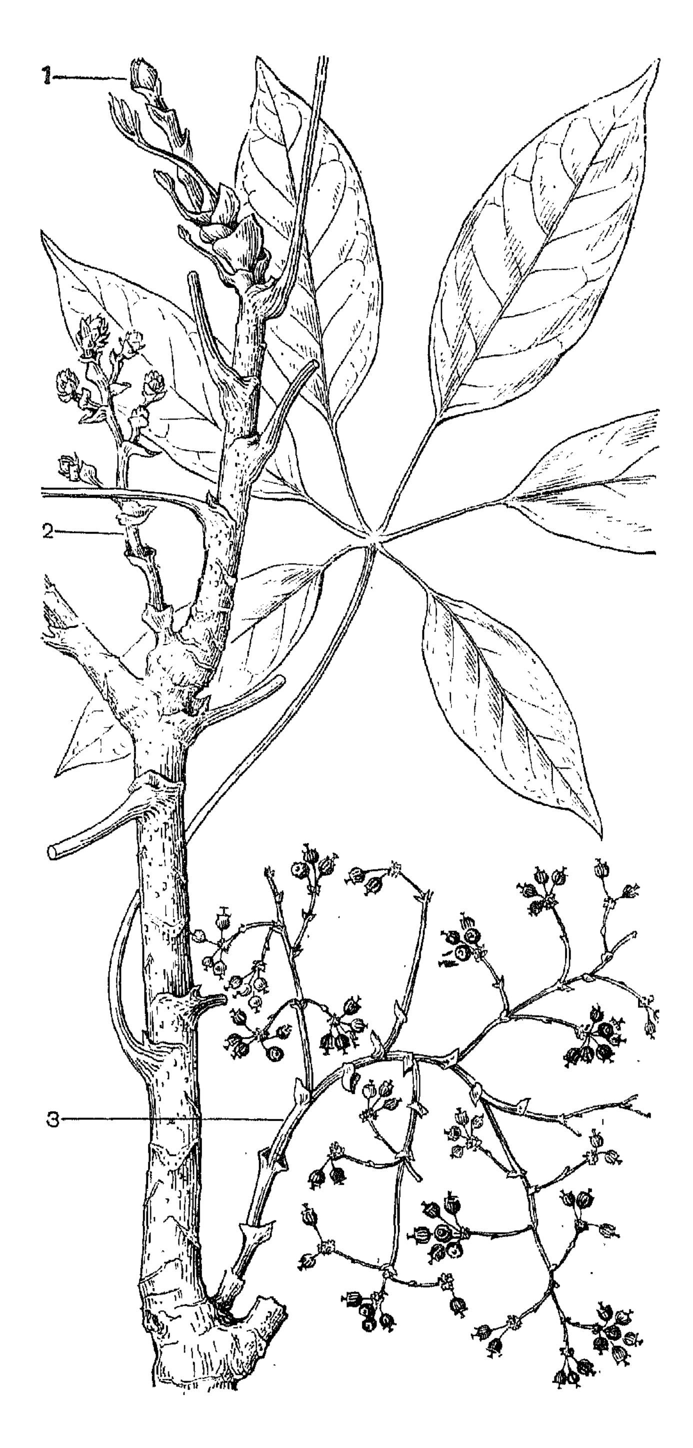



Рис. 156. Ветвь шефлеры многокосточковой (Schefflera polypyrena) с соцветиями на разных этапах развития: 1 — развертывающаяся терминальная цветочная почка; 2 — соцветие в бутонах; 3 — соцветие со зрелыми и опадающими плодами.

ко в пределах рассматриваемого семейства наблюдаются значительные отличия от этого плана. Так, для наиболее примитивных аралиевых, объединяемых в трибу плерандровых (Plerandreae), а также некоторых видов шефлеры и других родов характерны полимерные цветки. Так, в цветках уже упомянутой выше гастонии великолепной 6—12 лепестков, 25—66 тычинок и 6—12-гнездная завязь.

У тупидантуса колпачкового число лепестков установить трудно, так как они, как и у ряда других плерандровых, срастаются в деревянистую калиптру, или колпачок, который целиком отпадает в момент зацветания. Но тычинок здесь от 90 до 160, а гнезд завязи даже до 200.

Интереснейшим исключением также являются цветки с верхней завязью, характерные для *тетраплазандры голоплодной* (Tetraplasandra gymnocarpa, рис. 157). У этого невысокого дерева гавайских тропических лесов, как показали обстоятельные исследования американских специалистов Р. Айда и Ч. Тсенга (1969), верхняя завязь произошла из нижней завязи предков, как бы в порядке «обратной эволюции».

У ряда представителей аралиевых — однодомных, полигамных и двудомных — имеют место однополые цветки, в других случаях лишь функционально однополые. Поразительные примеры разделения полов описали Филипсон (1970) у *псевдопанакса дикого* (Pseudopanax ferox) и Айд и Тсенг (1971) у *мериты Синклера* (Meryta sinclairii). У этих двудомных растений женские соцветия одного типа строения, а мужские соцветия другого типа.

Аралиевые — растения энтомофильные. Цветки их доступны для посещения самыми различными насекомыми, которых привлекают и заметные издали соцветия, и распространяемый цветками аромат, и наличие выделяемого железистым диском нектара. Заросли и посадки плюща обыкновенного, прекрасного медоноса, дающего позднеосенний белый и очень плотный, так называемый «каменный» мед, в период цветения буквально гудят от множества пчел, но посетителями цветков являются одновременно и многие другие насекомые. В ходе многолетнего изучения цветения у элеутерококка колючего Э. А. Елумеев констатировал посещение цветков этого растения 27 видами насекомых, в том числе 16 видами из перепончатокрылых, 7 — из двукрылых, двумя — из чешуекрылых и по одному виду из сетчато- и жесткокрылых.

Приспособлением к перекрестному опылению у большинства аралиевых является протандрия. Имеются указания на опыление у некоторых видов шефлеры птицами.

Плод аралиевых — костянка, много-, пяти- или двукосточковая, редко даже однокосточковая. Как правило, костянки сочные и распространителями этих плодов с их ярким (красным, оранжевым, желтым, синим, блестяще-черным, иногда пестрым) экзокарпием, с мясистым мезокарпием и твердым эндокарпием (косточкой) являются плодоядные птицы. Нельзя не упомянуть, однако, о плодах немногих аралиевых, проявляющих черты удивительного сходства с широкоизвестными сухими плодами (вислоплодниками) зонтичных. Черты этой общности (сухой перикарпий, распадение зрелых плодов на два мерикарпия, наличие в центре плода колонки — карпофора и т. д.) в той или иной степени присущи видам небольшого рода *миодокарпус* (Myodocarpus) из Новой Каледонии и названным выше видам стильбокарпы.

В каждой косточке плода аралиевых развивается, как правило, лишь одно семя. Его мощный эндосперм, гладкий у одних родов, руминированный — у других, является богатой кладовой запасных питательных веществ — белков и жиров. Напротив, зародыш у аралиевых очень маленький.

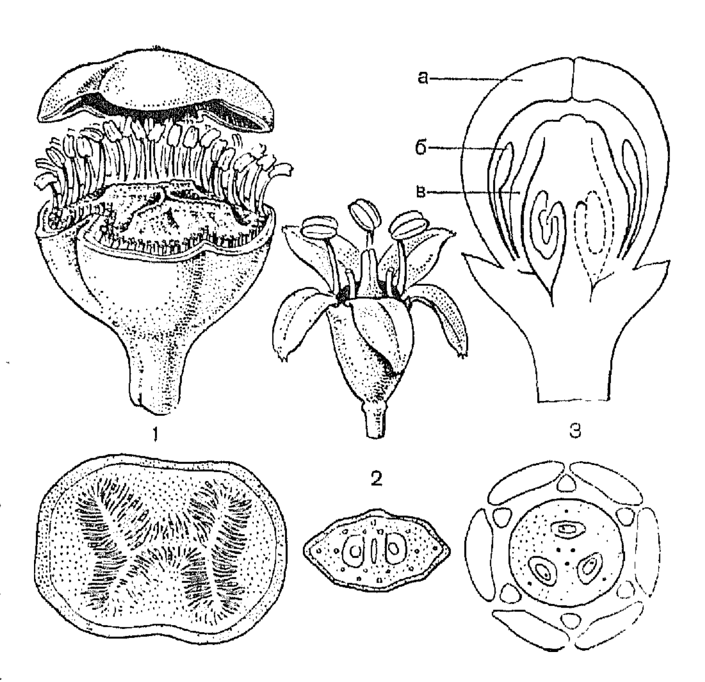



Рис. 157. Цветки аралиевых:

*1* — тупидантус колпачковый (Tupidanthus calyptratus), полимерный цветок с нижней завязью; *2* — женьшень (Panax ginseng), пятичленный цветок с нижней завязью; *3* — тетраплазандра голоплодная (Tetraplasandra gymnocarpa), цветок с верхней завязью: *а* — венчик; *б* — тычинки; *в* — верхняя завязь. Сверху: *1—2* — общий вид цветка (спереди часть тычинок удалена); *3* — продольный срез цветка. Снизу: *1—2* — поперечный срез завязи; *3* — диаграмма цветка.

Среди аралиевых нет видов широкого экономического значения. Однако некоторые представители зарекомендовали себя одни как эффектные декоративные растения, другие — как источники ценных лекарственных средств. Помимо плюща обыкновенного, культивируемого в десятках садовых форм не только в Европе, но и далеко за ее пределами, не только в открытом грунте, но и как комнатное растение, можно назвать ряд других популярных декоративных видов. Широко известна, в частности, *фатсия японская* (Fatsia japonica), иногда неправильно называемая аралией, а также гибрид между нею и плющом обыкновенным — *фатсхедера Лизе* (Fatshedera lizei). В тропических странах наряду с другими часты в культуре декоративные виды из рода полисциас, в частности *полисциас кустарниковый* (Polyscias fruticosa), листья которого издавна применяют и в народной медицине, и как ароматическую приправу к пище.

Не менее разнообразно применение южнокитайского кустарника *тетрапанакса бумагоносного* (Tetrapanax papyriferus), который давно и широко культивируется в Китае. Сильно развитая белая и губчатая сердцевина его стеблей дает материал для изготовления искусственных бумажных цветов, но также используется и в медицине в основном как средство лактогенное, усиливающее функцию молочных желез.

Необходимо, наконец, еще раз вернуться к женьшеню. Препараты из его корней, содержащих тритерпеновые гликозиды редкого в природе типа, как показали исследования советских фармакологов и врачей, обладают тонизирующим и стимулирующим действием. Женьшень оказался и первым растительным адаптогеном — источником средств, повышающих общую сопротивляемость организма к различным неблагоприятным воздействиям. Крайняя редкость женьшеня в природе, обусловленная многовековыми поисками этого «растения-клада», уже давно, около 600 лет назад, побудила к введению его в культуру в Корее, много позднее также в Японии и Китае. В нашей стране дикорастущий женьшень взят под охрану. Культивируется женьшень в специальном совхозе «Женьшень» на юге Приморского края, ведутся опыты по его выращиванию и в других районах страны. В последние годы в СССР обоснована возможность промышленного выращивания лекарственного сырья женьшеня в полностью искусственных условиях, методом культуры изолированных тканей. Наконец, весьма успешными оказались поиски заменителей женьшеня среди остальных дальневосточных аралиевых; применение в научной медицине получили препараты из подземных органов за-

мапихи, аралии и особенно ценные из корней элеутерококка колючего, как считают, полноценно заменяющие женьшень.

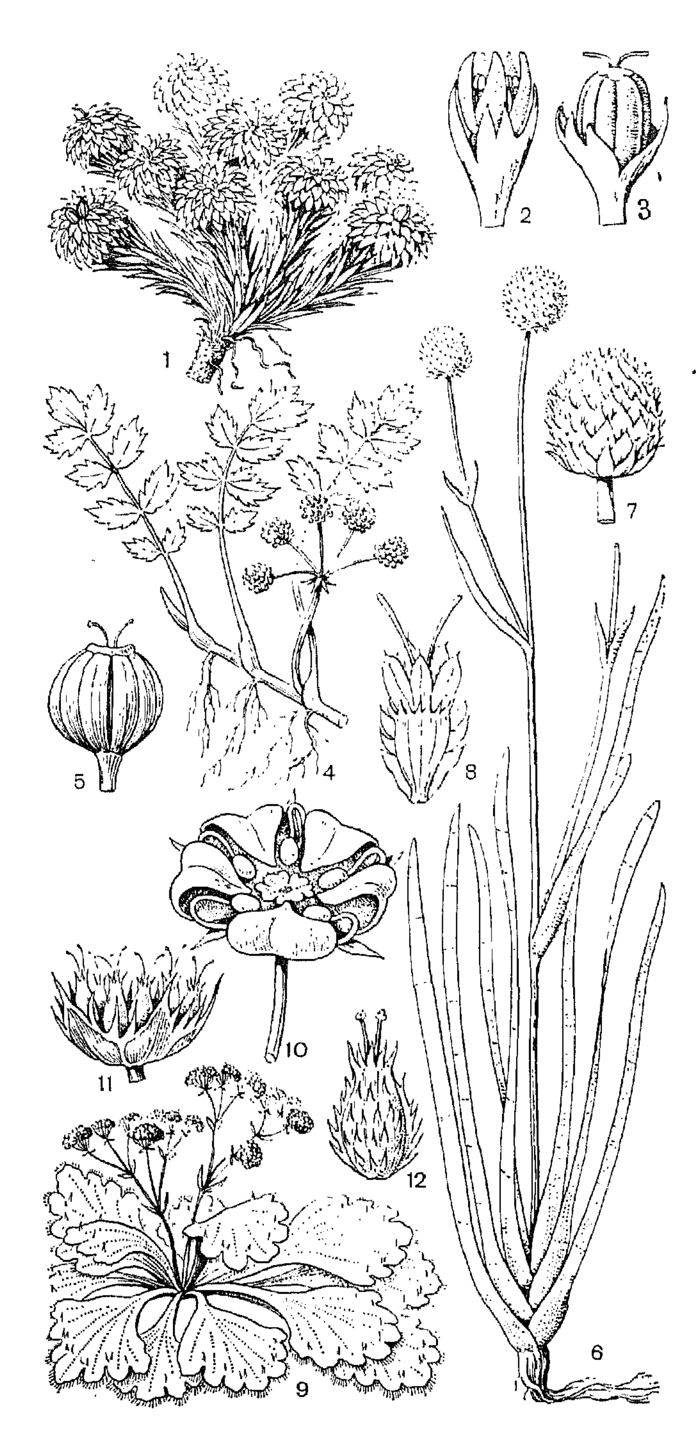



Рис. 158. Зонтичные.

Азорелла голая (Azorella glabra): *1* — общий вид растения; *2* — цветок с оберткой; *3* — плод с оберткой. Болотнозонтичник ползучий (Helosciadium repens): *4* — общий вид растения; *5* — плод. Синеголовник ложноситниковый (Eryngium pseudojunceum): *6* — общий вид растения; *7* — головка; *8* — цветок. Арктопус колючий (Arctopus echinatus): *9* — общий вид особи с мужскими цветками; *10* — мужской цветок; *11* — зонтичек с женскими цветками; *12* — женский цветок.

## СЕМЕЙСТВО ЗОНТИЧНЫЕ (APIACEAE, ИЛИ UMBELLIFERAE)

Семейство зонтичные принадлежит к числу наиболее крупных и наиболее важных в хозяйственном отношении семейств цветковых растений. Оно включает около 300 родов и 3000 видов, распространенных почти по всей суше земного шара. Однако наиболее многочисленны зонтичные в умереннотеплых и субтропических областях северного полушария, а в тропических странах приурочены главным образом к горным районам.

Среди зонтичных преобладают однолетние и многолетние травы разнообразного облика. Значительно реже встречаются полукустарники, а кустарники и древовидные жизненные формы встречаются лишь в немногих родах (*мирридендрон* — Myrrhidendron, *гетероморфа* — Heteromorpha, *синеголовник* — Eryngium, *володушка* — Bupleurum).

Стебли обычно прямостоячие, реже лежачие, часто с полыми междоузлиями, даже у травянистых форм нередко достигающие в высоту 3 м.

Однако среди зонтичных имеются и виды, образующие густые подушкообразные дерновины (*азорелла* — Azorella, рис. 158), а также карликовые бесстебельные или почти бесстебельные однолетники, например *хохенакерия бесстебельная* (Hohenackeria exscapa), встречающаяся и в СССР в полупустынных районах Закавказья (рис. 159). В стеблях, как и во всех других органах зонтичных, имеются секреторные каналы, содержащие эфирные масла и смолистые вещества, определяющие их специфический запах.

Листья зонтичных обычно очередные, без прилистников и разделены на сильно расчлененную (нередко с нитевидными долями) пластинку, черешок и охватывающее стебель влагалище. Однако исключений в этом отношении довольно много. Так, у многочисленных видов рода володушка имеются цельные и цельнокрайные листья без влагалищ и обычно с параллельным или дуговидным жилкованием. Их форма варьирует от узколинейной до сердцевидной и почти круглой, а у некоторых видов верхние листья могут быть даже пронзенными стеблем (см. рис. 159). Прежде предполагали, что листья володушки представляют собой пластинкообразно расширенные черешки, однако анатомо-морфологические исследования не подтвердили этого предположения. Полная редукция листовых пластинок до шиловидной средней жилки

встречается среди зонтичных только у видов *лилеопсис* (Lilaeopsis) — стелющихся болотных растений, распространенных в Америке, Австралии и Новой Зеландии (рис. 160).

Цельные, но зубчатые по краю листовые пластинки встречаются во многих трибах зонтичных. У видов *щитолистника* (Hydrocotyle) они имеют почти округлую форму и сидят на длинных черешках, причем у единственного европейского вида этого рода — *щитолистника обыкновенного* (H. vulgaris)) — листья даже щитовидные (см. рис. 159). У этого рода, как и у других родов более примитивного подсемейства щитолистниковых (Hydrocotyloideae), при основании черешков имеются небольшие прилистники, отсутствующие у других зонтичных. Другое редкое исключение — супротивное расположение листьев — встречается у видов 2 небольших родов из Америки: *бовлезии* (Bowlesia) и *спананте* (Spananthe), а также у эндемика Канарских островов — друзы супротивнолистной (Drusa oppositifolia).

Очень мелкие, густо расположенные, часто цельные и цельнокрайные листья имеют виды азореллы и некоторых других высокогорных зонтичных Южной Америки. Часто двурядно расположенные, по краю колючезубчатые, ланцетные или линейные листья некоторых видов синеголовника и австралийско-новозеландского рода *ацифилла* (Aciphylla) напоминают листья бромелиевых (Bromeliaceae) или некоторых агав (Agave). Не менее оригинальны виды южноамериканского кампоса (саванноподобной растительности) — *синеголовник ситниковый* (Eryngium junceum) и *синеголовник пухоносный* (E. eriophorum) с жесткими узколинейными листьями длиной до 80 см и шириной до 5 мм, а также *синеголовник ложноситниковый* (E. pseudojunceum) из Чили, имеющий полые узколинейные листья с поперечными перегородками, как у многих видов *ситника* (Juncus). Сильно мясистые листья имеются у нескольких видов синеголовника и у некоторых других, обычно галофильных родов, например у средиземноморского литорального рода *критмум* (Crithmum), известного в СССР в Крыму и на Кавказе.

Хотя у большинства зонтичных мелкие цветки собраны в очень характерные для этого семейства соцветия — сложные зонтики (табл. 42), многие роды различного родства имеют цветки в простых зонтиках, переходящих у видов рода *подлесник* (Sanicula) в головкообразные соцветия. Многочисленным видам синеголовника свойственны соцветия — плотные головки, в которых каждый цветок имеет у своего основания прицветник (брактею), а прицветники краевых цветков обычно более или менее увеличены, образуя обертку. У южноафриканской *центеллы*

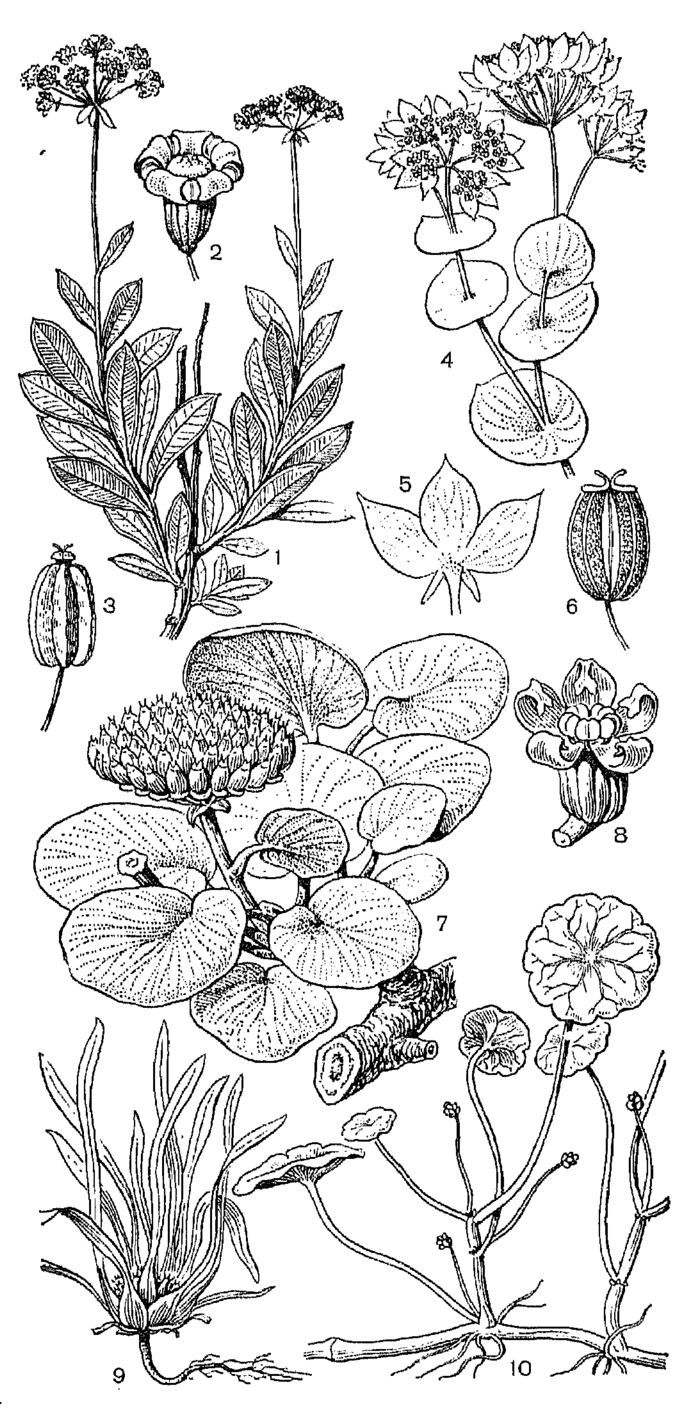



Рис. 159. Зонтичные.

Володушка кустарниковая (Bupleurum fruticosum): *1* — цветущая ветвь; *2* — цветок; *3* — плод. Володушка Хельдрейха (B. heldreichii): *4* — верхушка стебля с соцветием; *5* — частная обертка; *6* — плод. Нираратамнус копытнелистный (Nirarathamnus asarifolius): *7* — общий вид растения; *8* — цветок. Хохенакерия бесстебельная (Hohenackeria exscapa): *9* — общий вид растения. Щитолистник обыкновенный (Hydrocotyle vulgaris): *10* — общий вид растения.

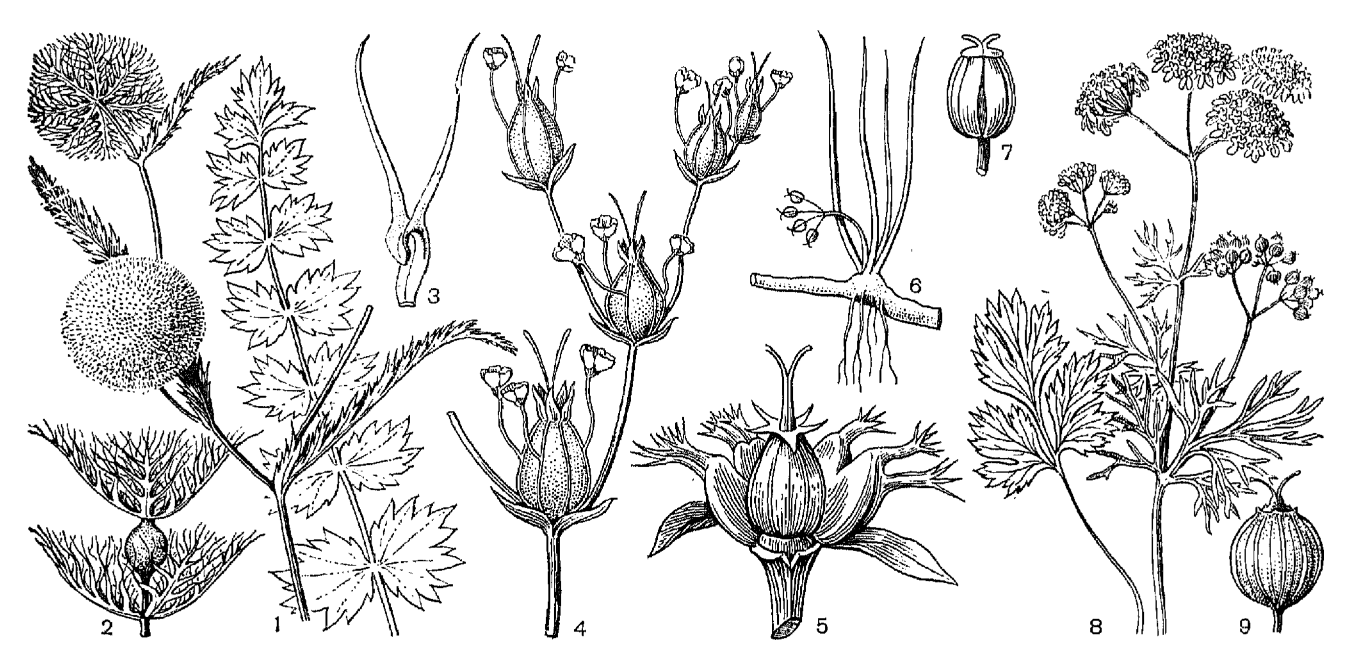


Рис. 160. Зонтичные.

Лагеция кминовидная (Lagoecia cuminoides): *1* — общий вид растения; *2* — одноцветковый зонтичек; *3* — лепесток. Петагния подлесниколистная (Petagnia saniculifolia): *4* — часть соцветия. Колючепосник колючий (Echinophora spinosa): *5* — плодоносящий зонтичек с удаленными спереди тычиночными цветками. Лилеопсис линейный (Lilaeopsis lineata): *6* — общий вид растения; *7* — плод. Кориандр посевной (Coriandrum sativum): *8* — общий вид растения; *9* — плод.

*красивозубчатой* (Centella calliodus) и западноавстралийской *ксантозии* (Xanthosia singuliflora) цветки одиночные вследствие редукции всех цветков простого зонтика до одного. Одиночные цветки встречаются и у многих видов азореллы, верхушечные простые зонтики которых обычно состоят из 2—5 цветков. Оригинальные верхушечные соцветия в форме дихазиев имеет эндемик Сицилии — *петагния подлесниколистная* (Petagnia saniculifolia). В развилках вильчато разветвленного соцветия и на концах его ветвей располагаются простые зонтики, состоящие из одного срединного женского цветка и 1—3 мужских цветков на длинных ножках, срастающихся в своей нижней части с жилками чашечки женского цветка (см. рис. 160).

У основания простых зонтиков и вторичных зонтиков (или зонтичков) сложного зонтика часто имеются небольшие листочки, образующие частную обертку (или оберточку) и являющиеся прицветниками наружных цветков. Внутренние цветки, как правило, лишены прицветников. Если у основания первичных лучей сложного зонтика имеются верхушечные видоизмененные листья, то они образуют общую обертку сложного зонтика или просто обертку. Листочки оберток обычно бывают цельными и цельнокрайними, однако у некоторых родов, например у моркови (Daucus), они могут быть перисторассеченными. Листочки частных оберток и оберток простых зонтиков могут различным образом срастаться и быть ярко окрашенными, играя в этом случае некоторую роль в привлечении насекомых-опылителей. Например, у видов *астранции* (Astrantia, табл. 42) сильно увеличенные листочки обертки окрашены в розовый цвет, а у *володушки золотистой* (Bupleurum aureum) — в ярко-желтый. У *володушки Хельдрейха* (B. heldreichii) сильно увеличены и срастаются друг с другом только 3 наружных листочка обертки из 5 (см. рис. 159). Обычно же листочки обертки и оберточки служат средством защиты бутонов от внешних воздействий и у некоторых видов после распускания цветков опадают.

Простые или сложные зонтики могут располагаться по одному, заканчивая собой стебель или выходя из пазух листьев стелющегося побега, верхушка которого остается вегетативной (например, у щитолистника, см. рис. 159). Однако чаще зонтики образуют более или менее разветвленное общее соцветие, в котором центральный зонтик является наиболее развитым. У некоторых зонтичных центральный зонтик несет обоеполые или женские цветки, а зонтики боковых ветвей — мужские цветки с более или менее редуцированным гинецеем. Однополые цветки вообще не редки среди зонтичных, причем они могут быть как однодомные, так и

двудомные. Примером двудомных зонтичных могут служить южноафриканский род *арктопус* (Arctopus, см. рис. 158) и виды рода *триния* (Trinia), обитающие в степях Евразии. Однополые, но однодомные цветки имеют виды древнесредиземноморского рода *колюченосник* (Echinophora). Зонтики сложных зонтиков состоят у них из сидячего центрального женского цветка, окруженного более мелкими мужскими цветками на толстых, сильно отвердевающих при плодах ножках (см. рис. 160).

Цветки большинства зонтичных построены относительно однообразно. Обычно они актиноморфные и 5-членные, однако у видов многих родов, особенно *орлайи* (Orlaya) и *лизеи* (Lisaea), наружные лепестки краевых цветков сложных зонтиков могут быть более или менее увеличенными. Зубцы чашечки обычно слаборазвиты и мало заметны, но имеются и исключения в этом отношении. Так, у западноавстралийского рода *схенолена* (Schoenolaena) зубцы чашечки очень крупные, сердцевидные, но быстро опадающие. У средиземноморского однолетника *лагеции кминовидной* (Lagoecia cuminoides) они еще более крупные, перисторассеченные, играют при плодах роль хохолка или летучки. Зонтички лагеции одноцветковые, но с частной оберткой из перисторассеченных листочков, а составленные из таких зонтичков сложные зонтики имеют почти шаровидную форму, что придает всему растению очень оригинальный облик (см. рис. 160). Лепестки обычно белые, желтые или желтовато-зеленые, редко синеватые или розоватые. У более примитивного подсемейства щитолистниковые форма их варьирует от яйцевидной до ланцетной, однако у большинства зонтичных лепестки построены более сложно: из узкого основания они расширяются в пластинку, затем вновь суживаются и суженной частью загибаются внутрь цветка, производя впечатление двух- или трехлопастных. У лагеции боковые части лепестков, кроме того, оттянуты в длинные рожки. Лепестки австралийского рода *актинотус* (Actinotus) редуцированы до нитевидных образований, напоминающих стаминодии. Тычинок в цветке зонтичных всегда 5, чередующихся с лепестками, прикрепленных к железистому диску, и в молодости загнутых внутрь цветка. Гинецей синкарпный и состоит из 2 плодолистиков. Нижняя двугнездная завязь на верхушке переходит в подстолбие (или стилоподий), часто называемое еще железистым или нектарным диском, так как на нем выделяется нектар. От железистого диска, который может иметь различную форму (у актинотуса он редуцирован до 2 небольших желёзок), отходят 2 столбика, заканчивающиеся притупленным, реже головчатым или заостренным рыльцем. Обычно в каждом гнезде находятся 1—2 семязачатка, из которых только один развивается в семя. У лагеции, петагнии, колюченосника и некоторых других родов плод становится односемянным вследствие редукции одного из гнезд.

Значительное большинство зонтичных имеет сухой плод — вислоплодник. При созревании он обычно распадается на 2 половинки — мерикарпии, которые некоторое время висят на вильчато разветвленной колонке, образованной брюшной (вентральной) частью плодолистиков и называемой столбочком или карпофором. Карпофор отсутствует в пределах более архаичных подсемейств щитолистниковых и подлесниковых (Saniculoideae), однако и среди подсемейства сельдереевых (Apioideae) он не всегда заметен, не отчленяясь от мерикарпиев (например, у *кориандра* — Coriandrum) или оставаясь заключенным внутри нераспадающегося плода (например, у *омежника* — Oenanthe).

Строению плодов придается особенно большое значение в систематике зонтичных, в связи с чем разработана специальная терминология. Брюшную сторону мерикарпиев называют спайкой или комиссурой. На выпуклой спинной стороне имеются 5 главных или первичных продольных ребер, образованных проводящими пучками с окружающей их тканью. В промежутках между ними, называемых ложбинками, могут находиться вторичные ребра. В среднем слое околоплодника — мезокарпии — имеются продольные масляные каналы, обычно располагающиеся под ложбинками и со стороны комиссуры. Детали строения плодов могут очень варьировать в связи с приспособлением к распространению различными агентами. В частности, ребра могут быть крыловидными или нести различные придатки в виде шипиков, чешуек, бугорков и так далее (рис. 161).

Зонтичные обычно не занимают господствующего положения в растительных группировках, но нередко играют в них видную роль. Следует особенно отметить большое значение видов *ферулы* (Ferula, табл. 42), *доремы* (Dorema), *прангоса* (Prangos) в низкогорных ландшафтах Средней и Западной Азии. Среди растительности приречных лугов Камчатки выделяются такие гигантские зонтичные, как *дудник медвежий* (Angelica ursina) и *борщевик сладкий* (Heracleum dulce, табл. 42). В травянистом ярусе лиственных и смешанных лесов в качестве эдификаторов нередко выступают виды *сныти* (Aegopodium), подлесника, *купыря* (Anthriscus) и других родов зонтичных. Виды из родов *поручейник* (Sium), омежник, *вех* (Cicuta) нередко в изобилии встречаются по берегам водоемов и на болотах. Для степей и откры-

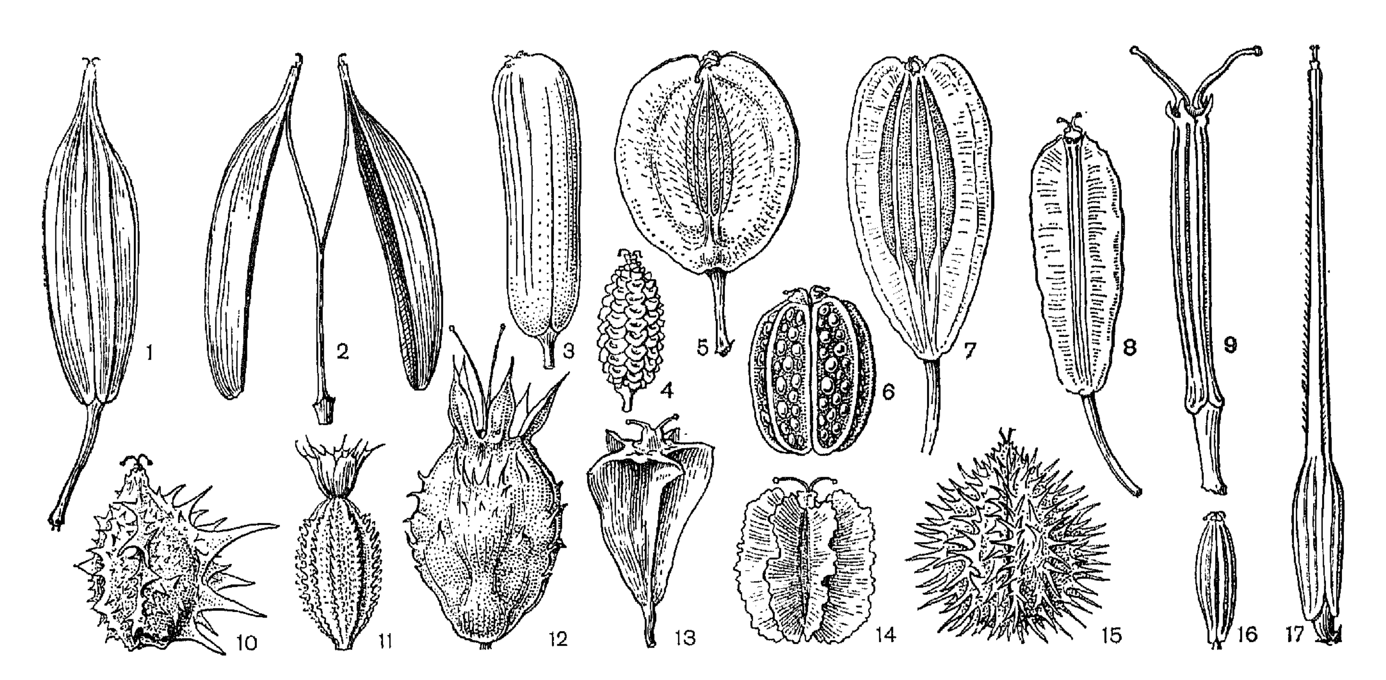



**Рис.** 161. Плоды зонтичных.

*1, 2* — миррис душистая (Myrrhis odorata); *3* — прангос противозубный (Prangos odontalgica); *4* — совичия красивоплодная (Szovitsia callicarpa); *5* — зосима восточная (Zosima orientalis); *6* — смирниопсис Оше (Smyrniopsis aucheri); *7* — ферула гигантская (Ferula gigantea); *8* — граммосциадиум шероховатый (Grammosciadium scabridum); *9* — граммосциадиум крылоплодный (G. pterocarpum); *10* — лизея разноплодная (Lisaea heterocarpa); *11* — актинолема крупнообертковая (Actinolema macrolema); *12* — синеголовник приморский (Eryngium maritimum); *13* — пирамидоптера кагульская (Pyramidoptera cagulica); *14* — гладыш щетинисто-волосистый (Laserpitium hispidum); *15* — тургеневия широколистная (Turgenia latifolia); *16* — тмин обыкновенный (Carum carvi); *17* — скандикс гребенчатый (Scandix pecten-veneris).

тых песчаных мест не менее характерны многие виды родов *горичник* (Peucedanum), *жабрица* (Seseli), *бедренец* (Pimpinella) и др. Древовидные жизненные формы высотой до 5 м известны среди зонтичных только в роде мирридендрон, 5 видов которого встречаются на горных склонах Центральной и Южной Америки. Они имеют очень крупные, трижды перисторассдельные листья и сложные зонтики белых цветков. Среди немногих кустарниковых зонтичных в высоту 5—6 м достигает восточно- и южноафриканская *гетероморфа древовидная* (Heteromorpha arborescens) с перистыми, тройчатыми или цельными кожистыми листьями. Не превышают высоту 2—2,5 м кустарники из родов *синеголовник* (Eryngium): *синеголовник володушковидный* (E. bupleuroides) и *синеголовник толстолистный* (E. sarcophyllum) — эндемики острова Хуан-Фернандес — и *володушка* (Bupleurum): *володушка седоватая* (B. canescens) и *володушка кустарниковая* (B. fruticosum) из Средиземноморья. Последний из этих видов, имеющий цельные и цельнокрайние кожистые листья, встречается в качестве одичавшего растения на Южном берегу Крыма (см. рис. 159).

Из более многочисленных в семействе полукустарников наиболее оригинален эндемик острова Сокотра *нирааратамнос копытнелистный* (Nirarathamnos asarifolius) с почти округлыми кожистыми цельными и цельнокрайними пластинками листьев (см. рис. 159).

Среди травянистых зонтичных особенно много однолетников, двулетников и многолетников с прямостоячим стеблем и стержневым корнем. Многолетники представлены как поликарпиками, цветущими и плодоносящими в течение целого ряда лет, так и монокарпиками, после плодоношения полностью отмирающими. Обычно в течение 3—15 лет многолетники-монокарпики образуют лишь розетки прикорневых листьев, накапливая питательные вещества в корне, а затем дают мощный цветущий стебель. К ним, в частности, принадлежат многие виды рода ферула, распространенные в полупустынях и низкогорьях Средней и Западной Азии. Их высокие толстые стебли с сильно разветвленным соцветием часто несут лишь значительно редуцированные влагалищеобразные листья, у некоторых видов (например, у *ферулы яйценогой* — F. oopoda) имеющие своеобразную чашевидную форму. Еще более замечательный облик имеют цветущие экземпляры видов небольшого средне- и западноазиатского рода дорема. Их стебли, нередко достигающие в высоту 2—3 м, также несут лишь редуцированные листья и очень крупные соцветия, на ветвях которого располагаются многочисленные прос-

тые зонтики густо расположенных желтых, реже зеленовато-желтых цветков.

Очень больших размеров (высотой до 3 м) могут достигать и стебли луговых и лесных зонтичных из родов дудник и борщевик, многие из которых также являются многолетниками-монокарпиками.

Примером многолетнего зонтичного с ползучим корневищем может служить широко распространенная в лесах СССР *сныть обыкновенная* (A. podagraria). Многие болотные и прибрежные зонтичные имеют стелющиеся и укореняющиеся в узлах стебли. Таковы, например, европейские виды щитолистник обыкновенный и *болотнозонтичник ползучий* (Helosciadium repens, см. рис. 158).

Очень густые и плотные подушкообразные дерновины в поперечнике до 4 м образуют многочисленные виды азореллы, распространенные в высокогорьях южноамериканских Анд и Антарктике. Особенно богато ими Чили, где встречается около 30 видов этого замечательного рода, внешне очень похожего на подушкообразующие камнеломки северного полушария (см. рис. 155). *Азорелла селаго* (A. selago) является одним из немногих видов цветковых растений антарктического острова Кергелен, где она покрывает значительную часть его суши. Подушкообразные дерновины азореллы очень богаты эфирными маслами и смолами и поэтому широко используются жителями высокогорных пустынь Анд в качестве отличного горючего материала.

Многие зонтичные накапливают питательные вещества в клубнях. Чаще встречаются одиночные клубни, располагающиеся или близ поверхности земли (например, у двулетника *бутеня Прескотта* — Chaerophyllum prescottii), или глубоко под землей (например, у видов рода *буниум* — Bunium). Пучок клубневидно утолщенных корней имеют некоторые виды омежника.

К сильно колючим растениям принадлежат многие виды синеголовника, имеющие колючки по краям листьев и на листочках обертки. Южноевропейский вид *синеголовник полевой* (E. campestre) отлично защищен колючками от поедания скотом и нередко в изобилии растет даже на самых выбитых выгонах. Колючие листочки обертки и колючки на поверхности листьев имеют виды оригинального южноафриканского рода *арктопус* (Arctopus, см. рис. 158), а многочисленные колючки стеблевого происхождения — западносредиземноморская *володушка колючая* (B. spinosum).

Выделяемый железистым диском широко раскрытых цветков зонтичных нектар доступен самым разнообразным насекомым-опылителям, в особенности короткохоботковым мухам, средством привлечения которых нередко является и специфический запах многих зонтичных. Однако самоопыление среди зонтичных случается лишь в очень редких случаях, так как ему препятствует очень строгая протандрия. Столбики в обоеполых цветках зонтичных, как правило, удлиняются и расходятся в стороны только после отмирания тычинок. А. Н. Пономаревым отмечено, что даже у видов с сильно разветвленным соцветием, состоящим из многих зонтиков, женская фаза цветения четко отграничена по времени от мужской. Так, у лугово-степного *горичника эльзасского* (Peucedanum alsaticum) все зонтики очень крупного общего соцветия зацветают почти одновременно и в течение 8—12 дней цветут в мужской фазе, а затем одновременно во всех зонтиках наступает переход к женской фазе, которая длится еще 6—7 дней. Одновременный переход к женской фазе цветения имеет место даже у разновременно расцветающих зонтиков одного и того же растения, причем мужская фаза ранее расцветших зонтиков длится гораздо дольше, чем у поздно зацветших. Как уже отмечалось, дополнительными средствами привлечения опылителей, кроме объединения мелких цветков в соцветия и запаха, могут быть увеличенные и ярко окрашенные листочки оберток и увеличенные краевые лепестки цветков.

Распространение диаспор, которыми у зонтичных обычно являются мерикарпии, обычно осуществляется с помощью ветра, водных потоков, животных и человека. Пожалуй, чаще всего встречается анемохория, причем парусность мерикарпиев может увеличиваться как за счет образования крыловидных продольных ребер, так и за счет развития очень легкой, пробкообразной ткани (например, у прангоса), что характерно также для мерикарпиев многих зонтичных, распространяющихся водными потоками (например, видов омежника). Обитающий в песчаных пустынях Средней Азии *криптодискус песколюбивый* (Cryptodiscus ammophilus) имеет густоволосистые мерикарпии, что еще больше увеличивает их парусность. Легко распространяются ветром также мелкие, покрытые чешуйками плоды многих видов синеголовника. Целый ряд степных и полупустынных видов зонтичных, в том числе синеголовник полевой и *жабрица извилистая* (Seseli tortuosum), имеют сильно и растопыренно разветвленные от основания стебли и распространяют плоды по типу перекати-поля.

Многие виды зонтичных распространяются экзозоохорно — на шерсти животных и одежде человека. Их мерикарпии обычно снабжены крючковидными шипами или щетинками (например, у *торилиса* — Torilis и *прицепника* — Caucalis). На ногах человека и живот-

ных легко разносятся с комочками почвы мерикарпии многих видов, не имеющих специальных приспособлений для распространения (например, *тмина* — Carum carvi). Редкий у зонтичных баллистический способ распространения известен у средиземноморского рода *скандикс* (Scandix), имеющего очень крупные (длиной до 7—8 см) плоды с длинным и тонким носиком (см. рис. 161). Когда зрелые плоды распадаются, образующая носик часть мерикарпия скручивается и отбрасывает весь мерикарпий в сторону. Относительно немногие зонтичные легко размножаются вегетативно: с помощью ползучих корневищ, корневых отпрысков, укореняющихся надземных побегов. Североамериканский *вех луковичконосный* (Cicuta bulbifera) несет пучки опадающих луковичек в пазухах верхних стеблевых листьев.

Семейство зонтичных обычно делят на 3 подсемейства и целый ряд триб, основываясь главным образом на строении плодов. Наиболее приближающееся к аралиевым и иногда выделяемое в особое семейство подсемейство щитолистниковых характеризуется костянкообразным плодом с деревянистым внутренним слоем околоплодника — эндокарпием, отсутствием свободного карпофора и масляных каналов (или последние помещаются в главных ребрах). Из 2 триб подсемейства собственно щитолистниковые (Hydrocotyleae) имеют сплюснутые с боков, а мулиновые (Mulineae) уплощенные или широко закругленные на спинке мерикарпии. 30 родов и около 400 видов подсемейства распространено преимущественно в южном полушарии, многие в горах тропиков, нередко играя существенную роль в их растительном покрове (например, виды азореллы).

Представители подсемейства подлесниковых, включающего целый ряд своеобразнейших по своему облику родов зонтичных (синеголовник, астранцию, лагецию, петагнию, арктопус и другие), имеют мягкий, паренхимный эндокарпий плодов, но, в отличие от сельдереевых, железистый диск у них в виде кольца, окружающего столбики с головчатыми рыльцами, и отсутствует свободный карпофор. Кроме того, цветки видов этого подсемейства собраны простыми зонтиками или головками, а не сложными зонтиками. Подлесниковые также делятся на 2 трибы: собственно подлесниковые (Saniculeae) с двугнездной завязью и развитыми масляными каналами и лагециевые (Lagoecieae) с одногнездной завязью и неразвитыми масляными каналами. Из 9 родов и около 300 видов подлесниковых многие заходят в горные районы тропиков и Южную Африку.

Наконец, последнее подсемейство — собственно зонтичные или сельдереевые, представленное многочисленными родами и видами почти исключительно во внетропических странах северного полушария, при мягком эндокарпии плодов имеет не кольцевидный и обычно выпуклый железистый диск со столбиками, обычно заканчивающимися притупленными рыльцами, почти всегда хорошо развитый карпофор и хорошо развитые масляные каналы. Также на основании различий в строении плодов подсемейство делится на 8 триб: колючепосниковые (Echinophoreae), скандиксовые (Scandiceae), кориандровые (Coriandreae), смирниевые (Smyrnieae), аммиевые (Ammieae), горичниковые (Peucedaneae), гладышевые (Laserpitieae) и морковные (Dauceae).

Многие зонтичные имеют большое хозяйственное значение в качестве пищевых (преимущественно овощных и пряных), лекарственных, кормовых и технических растений. Среди них *морковь посевная* (Daucus sativus) является одной из основных овощных культур. Корнеплоды моркови очень богаты витаминами (особенно провитамином A — каротином) и содержат эфирное масло, придающее им специфический морковный запах. Морковь имеет также большое значение в диетическом питании, при лечении авитаминозов, малокровия. В культуру она введена около 4000 лет назад в странах Средиземноморья сначала как лекарственное, а затем как пищевое и кормовое растение.

Широко культивируют в качестве овощных и пряных растений также *петрушку* (Petroselium crispum) и *сельдерей* (Apium graveolens), у которых в пищу используют не только корнеплоды, но и листья, особенно богатые витамином C. Оба вида содержат специфические эфирные масла, которых особенно много в семенах. Широко известным в СССР пищевым и лекарственным растением является также *укроп* (Anethum graveolens). В пищу употребляют его листья, богатые витамином C и другими витаминами. Используют его также как ароматическую приправу и пряность при консервировании овощей. Отвары и настои плодов употребляют в медицине для улучшения аппетита и как успокаивающее средство. К числу основных эфирномасличных растений СССР принадлежит *кориандр* (Coriandrum sativum), плоды которого содержат 0,2—1,4% эфирного масла и до 28% жирного масла (см. рис. 160). Листья прикорневых розеток и плоды кориандра, имеющие сильный аромат и острый вкус под названием киндза или кинза, широко используют в пищу в качестве пряности в Средней Азии и Закавказье, где этот вид культивируют с древнейших времен. В Древнем Египте кориандр культивировали более чем за 1000 лет до н. э. Ценными эфирномасличными культурами являются также тмин и *анис* (Anisum vulgare), плоды, корни и листья которых используют в качестве пря-

ности, а эфирные масла применяют в медицине и парфюмерии. Из менее известных в СССР овощных зонтичных следует упомянуть еще *любисток* (Levisticum officinale), *пастернак* (Pastinaca savita), *фенхель* (Foeniculum vulgare), *купырь кервель* (Anthriscus cerefolium). В Центральной и Южной Америке с древнейших времен культивируют в качестве овоща *арракачу* (Arracacia xanthorhiza), дающую корнеплоды толщиной до 20 см.

Многие дикорастущие зонтичные (например, сныть) можно использовать для приготовления салатов. В качестве пряных и эфирномасличных растений культивируют еще такие виды зонтичных, как *айован* (Trachyspermum ammi), *амми* (Ammi visnaga), *миррис* (Myrrhis odorata), *кмин* (Cuminum cyminum).

Из лекарственных зонтичных можно отметить еще *центеллу азиатскую* (Centella asiatica), издавна используемую в Южной Азии в качестве средства против проказы, слоновой болезни и кожных заболеваний, а также некоторые виды *ферулы* (особенно «персидский корень» — Ferula assa-foetida), из отвердевшего сока которых готовят ценные лекарственные препараты. Некоторые гигантские виды борщевика введены в культуру в качестве кормовых и декоративных растений. Декоративное значение имеют также некоторые виды астранции и володушки, пригодные для культуры в парках и альпинариях, и некоторые виды синеголовника, сохраняющие в сухом состоянии свою окраску,— для сухих букетов.

Нельзя в заключение не упомянуть о таких широко известных ядовитых зонтичных, как *вех*, или *цикута* (Cicuta virosa), *болиголов* (Conium maculatum) и *собачья петрушка* (Aethusa cynapium), содержащих много алкалоидов (алкалоид болиголова — кониин — был первым искусственно синтезированным алкалоидом). В древних Афинах яд болиголова использовали как орудие казни. В частности, именно им, вероятно, был отравлен один из известных философов древности — Сократ.

## ПОРЯДОК БЕРЕСКЛЕТОВЫЕ (CELASTRALES)

### СЕМЕЙСТВО ИКАЦИНОВЫЕ (ICACINACEAE)

К этому семейству относится 58 родов и около 400 видов, широко распространенных в тропических и субтропических, реже умеренных областях обоих полушарий. На севере достигают Южной Японии и Мексики, на юге — Новой Зеландии, Тасмании, Южной Африки, Чили. Произрастают икациновые преимущественно в подлеске и на опушках влажных тропических лесов, часто поднимаются в горные мшистые леса до высоты 2—2,5 тыс. м над уровнем моря. Некоторые виды с ходульными корнями обитают в мангровых зарослях на морских побережьях и в устьях рек, впадающих в море. Небольшое число видов приспособилось к жизни в периодически засушливых районах. Среди последних можно назвать причудливое африканское растение *пиренаканту мальволистную* (Pyrenacantha malvifolia), произрастающую в сухих кустарниковых зарослях Кении и Танганьики. У этого довольно крупного лазящего кустарника с округлыми сердцевидными листьями нижняя часть ствола сильно разрастается в клубневидное образование высотой до 75 см и в поперечнике до 1,5 м (рис. 162). Рыхлые ткани утолщенного ствола удерживают значительный запас воды на период сухого сезона. Интересно устроена древесина у *фитокрены крупнолистной* (Phytocrene macrophylla) — крупной лианы тропических лесов Бирмы, Филиппин, Явы и Суматры. Членики сосудов у этого растения имеют бочонковидную форму и образуют в древесине емкие полости, постоянно заполненные водой (рис. 163). Стоит перерезать ствол, как из него обильно вытекает жидкость, высоко ценимая местными жителями как освежительный напиток. Это растение было поэтому названо «растительным фонтаном». Другие виды этого семейства обычно небольшие деревья, лазящие и вьющиеся кустарники и лианы с простыми, очередными, реже супротивными цельными или лопастными листьями без прилистников. Жилкование листьев перистое, редко пальчатое. У многих лазящих кустарников часть листьев превращена в усики.

Цветки икациновых собраны в сложные, пазушные, реже верхушечные, метельчатые, колосовидные или зонтичные соцветия. У некоторых представителей наблюдается каулифлория. Так, у *псевдоботриса* (Pseudobotrys), эндемичного для Новой Гвинеи рода, цветки на очень коротких ножках или сидячие, собраны в плотные подушковидные соцветия, располагающиеся прямо на стволах и многолетних ветвях, внешне напоминая наросты — капы (рис. 162, *2*, *3*). Цветки обычно обоеполые, реже однополые, одно- или двудомные, 5- и 4-членные, редко 6- или 3-членные. Нектарный диск, отсутствующий у большинства родов, мясистый, чашевидный, свободный или сросшийся с гинецеем, окружая его в основании полностью или частично. В женских цветках

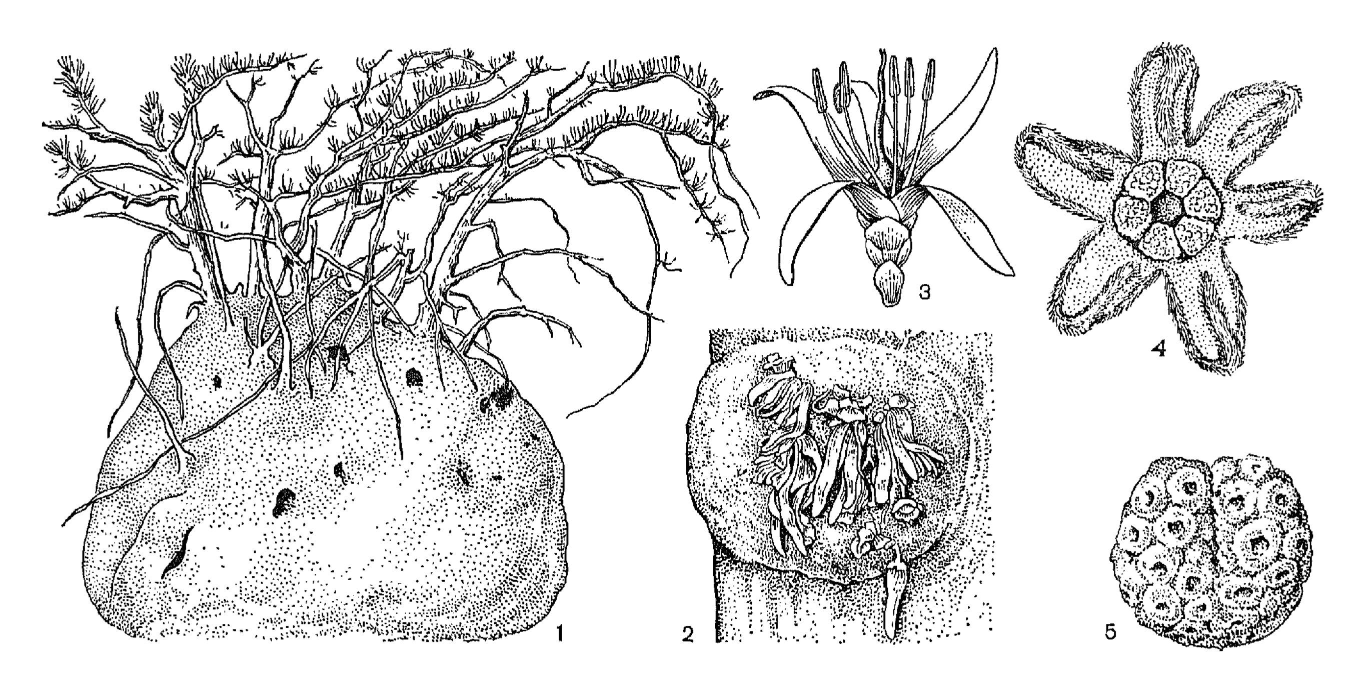



Рис. 162. Икациновые.

Пиренаканта мальволистная (Pyrenacantha malvifolia): *1* — общий вид растения с клубневидно разросшимся стволом. Псевдоботрис стеблецветковый (Pseudobotrys cauliflora): *2* — соцветие; *3* — цветок. Полипорандра лазящая (Polyporandra scandens): *4* — мужской цветок; *5* — пыльник.

обычны стаминодии, в мужских — рудиментарный гинецей. Чашелистики мелкие, в числе 4—6, свободные или почти полностью сросшиеся, черепитчатые и створчатые, как правило, остающиеся при плодах. Лепестки преимущественно свободные или сросшиеся в основании, створчатые. Иногда лепестки срастаются в более или менее длинную трубку, оставаясь свободными лишь в верхней части венчика. Редко, преимущественно в женских цветках, лепестки могут отсутствовать. Тычинки по числу соответствуют лепесткам, чередуются с лепестками, прикрепляясь к ним основаниями. В цветках с трубчатым венчиком тычинки прикрепляются к долям лепестков. Тычиночные нити вальковатые, мясистые или плоские, листовидные, часто опушенные в верхней половине более или менее простыми и головчатыми волосками. Назначение этих волосков не вполне ясное, но замечено, что стерильные тычинки (стаминодии) опушены менее интенсивно, чем нормально функционирующие. Это наводит на мысль о связи волосков с процессом опыления. У части видов тычиночные нити отсутствуют и пыльники сидячие. Пыльники вскрываются обычно продольной щелью. Оригинально устроены пыльники у произрастающего на Молуккских островах и Новой Гвинее монотипного рода *полипорандра* (Polyporandra). Они сидячие, округлые, пронизаны многочисленными порами, окруженными валиками и прикрыты крышечками (рис. 162, *5*). После созревания пыльцы крышечки открываются и пыльцевые зерна высыпаются через поры. Процесс опыления у икациновых изучен крайне слабо. Известно, что многие виды опыляются насекомыми, а для некоторых указывается ветроопыление. Гинецей у икациновых обычно состоит из 3 плодолистиков, часто снаружи опушенных, преимущественно с коротким столбиком, или рыльца сидячие, мясистые, цельные и лопастные; завязь верхняя, почти всегда 1-гнездная за счет недоразвития остальных гнезд. У некоторых видов пантропического рода *цитронелла* (Citronella) завязь может быть 2-гнездной, а у неотропического рода *эммотум* (Emmotum) — 3-гнездной. Семязачатки висячие, обычно по 2 в каждом гнезде завязи. Плоды костянковидные, округлые или эллиптические, односемянные, с мясистым, волокнистым или сухим, деревянистым околоплодником. Семена с маленьким прямым зародышем, окруженным обильным эндоспермом, иногда без эндосперма. Семена распространяются дикими животными и птицами, охотно поедающими плоды многих видов. Плоды некоторых видов *мерриллиодендрон* (Merrilliodendron), *гонокариум* (Gonocaryum) и *стемонурус* (Stemonurus) обладают хорошей плавучестью и переносятся водой на далекие расстояния. Древесина некоторых видов этого семейства обладает хорошими механическими свойствами,

красивым цветом и рисунком и охотно используется для поделочных работ. Особенно ценится древесина монотипного рода *кантлея* (Cantlea) — крупного дерева с досковидными корнями, распространенного на юге полуострова Малакка, островах Суматра и Калимантан. Она имеет приятный запах и хорошо окрашивается в темные тона. Древесину кантлеи экспортируют во многие страны как заменитель настоящего сандалового дерева из рода сантамум (Santalum). Для изготовления мебели и различных построек используют также древесину некоторых видов из родов *платея* (Platea), *кодиокарпус* (Codiocarpus), *аподитес* (Apodites) и др.

Многие виды икациновых, помимо использования их древесин, находят разнообразное употребление у местных жителей Южной Америки, Индии и Юго-Восточной Азии. В Бразилии и Перу, например, культивируют виды *пораквейба* (Poraqueiba) для получения из семян растительного масла. Масло, получаемое из семян *саркостигмы Клейна* (Sarcostigma kleinii), пользуется популярностью в некоторых районах Индии как лечебное средство против ревматизма. В Южной Америке известны в культуре виды рода *умериантера* (Humerianthera), мясистые клубневидные корневища и семена которых содержат обильный крахмал. Широко используют и некоторые виды цитронеллы. Сухие листья *цитронеллы Гонгонха* (C. gongonha) в Бразилии, Аргентине и Перу употребляют в качестве заменителя популярного парагвайского чая мате. Особенно интенсивно культивировали этот вид цитронеллы в начале прошлого века, когда диктатор Парагвая Фрэнсис запретил экспорт мате в другие страны Южной Америки. Разнообразное применение находят виды американского рода *калатола* (Calatola), плоды которых употребляют в пищу в сыром и жареном виде, а кора и листья содержат пигмент для приготовления синей краски. Известны и другие полезные представители этого семейства.

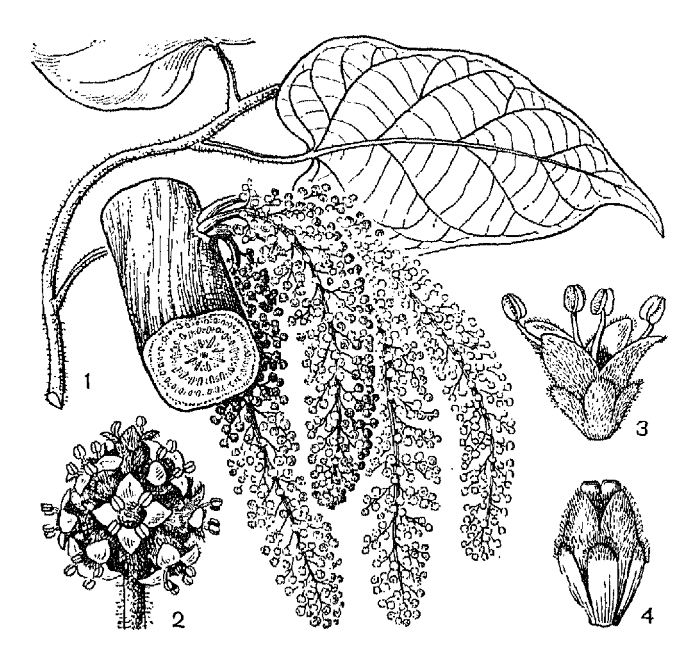



Рис. 163. Фитокрена крупнолистная (Phytocrene macrophylla):

*1* — часть побега с мужским соцветием; *2* — часть мужского соцветия; *3* — мужской цветок; *4* — женский цветок.

## СЕМЕЙСТВО ПАДУБОВЫЕ (AQUIFOLIACEAE)

Семейство включает два рода — большой род *падуб* (Ilex, около 400 видов) и монотипный североамериканский род *немопантус* (Nemopanthus). Некоторые ботаники выделяют группу наиболее примитивных восточноазиатских и полинезийских видов падуба в особый род *байрония* (Byronia, около 20 видов).

Падубовые распространены в тропических, субтропических и умеренных областях обоих полушарий. Наибольшего видового разнообразия они достигли в странах Южной Америки, Юго-Восточной и Восточной Азии, Полинезии. Род немопантус эндемичен для Приатлантической Северной Америки, встречаясь от Ньюфаундленда на севере до Северной Каролины на юге. Произрастают, как правило, в подлеске широколиственных и смешанных листопадных и вечнозеленых лесов, часто поднимаются в горы до 2—2,5 тыс. м над уровнем моря. В умеренной зоне Южной Америки некоторые виды падуба входят в число основных компонентов подлеска сплошных насаждений *араукарии бразильской* (Araucaria angustifolia). В Южном и Юго-Западном Китае обычны в подлеске как низинных влажных тропических лесов, так и дубово-сосновых лесов горных склонов. Хорошо переносят сильное затенение. Во флоре Советского Союза известно несколько вечнозеленых видов падуба, один из которых — *падуб колхидский* (I. colchica) — очень близок к *падубу остролистному* (I. aquifolium), произрастает в Юго-Западном Предкавказье и Западном Закавказье; другой, также очень близкий к падубу остролистному,— *падуб гирканский* (I. hyrcana) — заходит в Талыш, а *падуб морщинистый* и *падуб городчатый* (I. rugosa и I. crenata) встречаются в Южном Приморье, на острове Сахалин и на Курильских островах.

Большинство падубовых — вечнозеленые и листопадные кустарники или небольшие деревья с простыми, очередными, очень редко супротивными, кожистыми листьями с очень мелкими, обычно рано опадающими прилист-

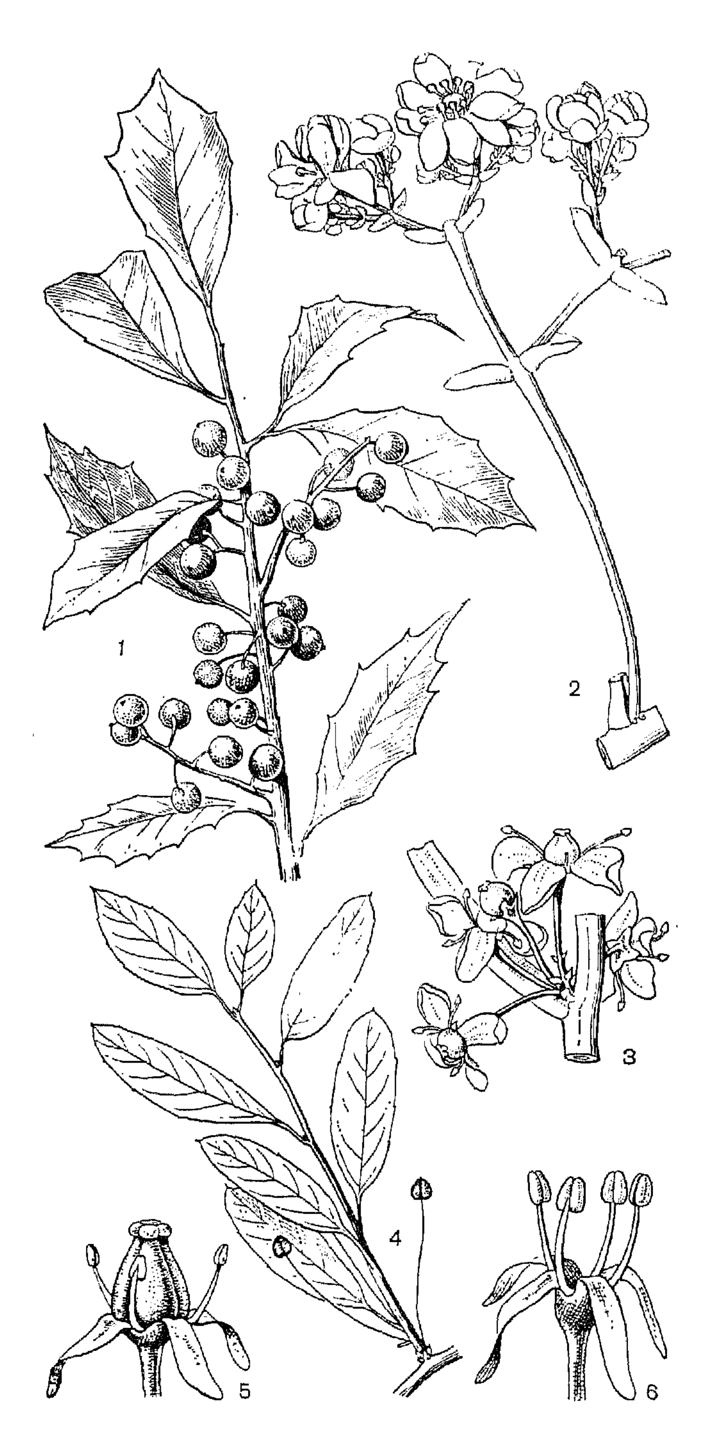



Рис. 164. Падубовые.

**Падуб матовый** (Ilex opaca): *1* — ветвь с плодами. **Падуб остролистный** (I. aquifolium): *2* — женское соцветие. **Падуб гавайский** (I. hawainensis): *3* — мужское соцветие. **Немопантус остроконечный** (Nemopanthus mucronatus): *4* — ветвь; *5* — женский цветок; *6* — мужской цветок.

никами или вовсе без прилистников. Верхняя поверхность листьев обычно блестящая, темнозеленая, нижняя — матовая, более светлая. У многих видов падуба отмечено интересное приспособление, предохраняющее растение от поедания травоядными животными: у падуба остролистного, например, листья нижних ярусов, а также листья низких молодых растений образуют колючки на концах краевых зубцов, исчезающие у листьев верхних ярусов, недосягаемых для животных.

Цветки обычно белые или желтоватые, у многих видов с тонким приятным запахом, однополые, преимущественно двудомные, собраны в немногоцветковые пазушные метельчатые или зонтиковидные соцветия. У наиболее примитивных видов падуба, например *падуба гавайского* (I. hawainensis), ось соцветия сильно вытянута, многократно разветвлена, с крупными прицветными листьями в узлах (рис. 164). У эволюционно продвинутых видов (падуб остролистный и некоторые другие) ось соцветия укорочена, число цветков редуцировано иногда до одиночных, прицветные листья мелкие, чешуевидные. Цветки 4-, реже 5—9-членные. В женских цветках почти всегда встречаются стаминодии, иногда лепестковидные, в мужских рудиментарный гинецей. Нектарный диск отсутствует. Чашелистики мелкие, до половины или более сросшиеся, у большинства видов падуба сохраняющиеся при плодах, но иногда рано опадающие или отсутствуют (женские цветки у немопантуса). Лепестки у падуба обычно сросшиеся основаниями, а у немопантуса свободные, черепитчатые. Тычинки по числу соответствуют числу лепестков, чередуются, прикрепляясь к ним основаниями. Лишь у немопантуса тычинки не срастаются с лепестками, оставаясь свободными. Пыльники обычно интрорзные, вскрываются продольной щелью. Опыляются насекомыми, преимущественно пчелами. Гинецей синкарпный, из 4—5, реже 2—3 или 8—9 плодолистиков. У некоторых видов (падуб гавайский, например) число плодолистиков может достигать 18—24. Столбики слабо выраженные, с головчатыми или лопастными рыльцами. Завязь верхняя, 4—5-гнездная (редко более), обычно с 1 висячим семязачатком в каждом гнезде. Плод—костянка, с мясистым ярко окрашенным околоплодником. Число косточек по числу гнезд завязи. Семена с очень маленьким прямым зародышем и обильным твердым маслянистым эндоспермом. Плоды охотно поедают птицы, способствуя расселению растений.

Главный род семейства — падуб — был известен человеку за много веков до нашей эры. Еще в древнем Риме ветвями падуба остролистного с вечнозелеными блестящими листьями

и огненно-красными плодами украшали улицы и жилища во время сатурналий — осенних праздников урожая. Люди дарили друг другу ветки падуба как знак уважения и дружбы. Обычай украшать падубом жилища в предновогодние праздники сохранился до сих пор в большинстве стран Европы и Северной Америки. Падуб уже много столетий служит объектом разведения и селекции в целях озеленения и декоративного садоводства. Получено несколько сот гибридов и садовых форм, отличающихся по форме кроны, размерам и окраске листьев и плодов. Благодаря хорошей способности переносить обрезку и стрижку виды падуба широко используют при создании живых изгородей и зеленых парковых скульптур. Обычно различают 4 основных группы видов падуба: вечнозеленые и листопадные с красными или черными плодами. Особенно популярны в садово-парковом строительстве вечнозеленые виды с красными плодами. Одним из замечательных по своим полезным свойствам видов падуба является *падуб парагвайский* (I. paraguariensis), естественный ареал которого охватывает довольно обширную область в бассейнах рек Параны и Парагвая в Южной Америке. Этот вид занимает четвертое место среди кофеиносодержащих напиточных растений мира после чая, кофе и какао. Еще до открытия Южной Америки европейцами напиток, приготовленный из сушеных листьев падуба парагвайского — парагвайский чай, или мате, широко употребляли местные жители как тонизирующее средство, он служил важным предметом торговли. В листьях падуба парагвайского содержится около 1,5% кофеина и ряд других алкалоидных и эфирных соединений, которые придают напитку мате приятный своеобразный вкус, запах и цвет, а также обеспечивают слегка возбуждающее свойство. Современными исследованиями установлено, что по своему физиологическому действию на организм человека мате практически не отличается от настоящего чая. Производство мате в странах Южной Америки, в основном в Бразилии, Аргентине и Парагвае, достигает 170 млн. кг в год. Напиток постоянно употребляют более 30 млн. человек.

Для употребления мате изготовляют специальную посуду — глиняные горшочки калабецы и чашки, часто богато украшенные резьбой и оправленные в серебро, а также трубки «бамбильи» с ситом на одном конце, через которые всасывается жидкость. Во время ритуальных обрядов и церемоний южноамериканские индейцы пили мате из общего калабеца, передавая его друг другу подобно «трубке мира». Листья некоторых других видов падуба широко использовали индейцы Северной Америки, населявшие юго-восточные районы страны до прихода европейцев, а также жители Южного Китая для приготовления тонизирующего и лекарственного напитка.

Древесину многих видов падуба благодаря хорошим механическим свойствам широко используют для изготовления резных и столярных изделий и инкрустаций.

## СЕМЕЙСТВО ФЕЛЛИНОВЫЕ (PHELLINACEAE)

К этому семейству относится единственный род *феллина* (Phelline), около 10 видов которого эндемичны для Новой Каледонии. Деревья и кустарники с простыми очередными листьями без прилистников, часто сидящими пучками на концах ветвей. Цветки двудомные, мелкие, в кистевидных или метельчатых соцветиях. Чашечка и венчик 4—6-членные. Чашелистики маленькие, сросшиеся в основании, лепестки свободные, мясистые, створчатые, с когтевидными выростами на верхушках. Тычинок 4—6, свободных, чередующихся с лепестками. Пыльники интрорзные, вскрываются продольной щелью. В женских цветках обычны мелкие лепестковидные стаминодии, в мужских — рудиментарный гинецей. Гинецей из 2—5 плодолистиков с сидячим лопастным рыльцем, завязь верхняя, 2—5-гнездная, с одним висячим согнутым семязачатком в каждом гнезде. Плоды — костянки с 2—5 косточками. Семена с обильным эндоспермом. Произрастают в горных лесах на высотах до 1200 м над уровнем моря.

Род феллина большинство ботаников относили к семейству падубовых (Aquifoliaceae). Однако по строению устьичного аппарата (аномоцитный тип), оболочек пыльцевых зерен, анатомическим признакам древесины и проводящей системы черешков листьев, а также по некоторым другим важным деталям своей морфологии феллина резко отличается от остальных падубовых. В 1966 г. А. Л. Тахтаджян предложил выделить этот род в самостоятельное семейство внутри порядка бересклетовых.

## СЕМЕЙСТВО БЕРЕСКЛЕТОВЫЕ (CELASTRACEAE)

Бересклетовые по числу родов (около 75) и видов (около 1150) входят в ряд крупных семейств цветковых растений, которым принадлежат исключительно древовидные формы. Оно широко распространено в тропических, субтропических и умеренных областях всех континентов и на многих тропических островах; их нет только в холодных зонах северного и южного полушарий. На территории нашей страны около 20 видов *бересклета* (Euonymus) и 3 вида *древогубца* (Celastrus) встречаются в широколист-

венных и горных лесах европейской части, Кавказа, Средней Азии и юга Дальнего Востока. Основная же масса видов бересклетовых сосредоточена в тропиках и субтропиках, где они входят в состав подлеска или образуют заросли на опушках влажных лесов, встречаются на сухих и заболоченных морских побережьях и в периодически засушливых районах Экваториальной и Южной Африки, Центральной и Южной Америки, Юго-Восточной Азии. Нередко поднимаются в горы до высоты 3—3,5 тыс. м над уровнем моря.

Бересклетовые в основном небольшие деревья и кустарники, часто лазящие, вьющиеся или ползучие. В то же время некоторые тропические виды бересклета, *лофопеталума* (Lophopetalum), *безы* (Bhesa), *кассины* (Cassine) и ряда других родов представляют собой крупные деревья 30-метровой высоты и до 1 м в поперечнике. Но и многие лазящие кустарники способны взбираться по стволам и кронам деревьев на большую высоту. Для лазанья у них имеются специальные приспособления в виде плетеобразных, часто не несущих ни листьев, ни цветков, побегов, плотно обнимающих ствол и ветви дерева-опоры. Иногда такие «объятия» стоят жизни опоре-хозяину. Отсюда, видимо, и одно из названий рода древогубец (Celastrus). Другим приспособлением к выживанию, но на этот раз в болотистых местообитаниях, у некоторых бересклетовых являются так называемые дыхательные или воздушные корни-пневматофоры, растущие не вниз, а вверх. Окружая дерево, они торчат над поверхностью гнилых, лишенных кислорода болотных вод. Интересно устроены иногда побеги у видов бересклета. Чтобы поддержать растение с тонкими ветвями в вертикальном состоянии, на коре побегов образуются продольные гребневидные выросты из опробковевших тканей. Такая легкая конструкция, обеспечивая повышенную прочность, не требует большого расхода материала и дополнительного снабжения водой и минеральными веществами.

Цветки бересклетовых обычно мелкие и невзрачные, за редким исключением бледно окрашенные. Но, будучи собранными в сложные, часто многоцветковые, щитковидные или кистевидные соцветия (редко цветки одиночные), они заметно выделяются на темно-зеленом фоне листвы. Сами цветки, как правило, 4—5-членные, одно- или обоеполые. Чашелистики мелкие, свободные, но чаще более или менее сросшиеся. Лепестки также либо свободные, либо сросшиеся в основании. Тычинок обычно 4—5, но у *гиппократеи* (Hippocratea) их 3, а у *форселезии* (Forsellesia) — 8—10. Пыльники округлые, овальные или почковидные, раскрываются, как правило, продольной щелью. Пыльцевые зерна одиночные или иногда в тетрадах. Процесс опыления у бересклетовых изучен недостаточно. Известно, что цветки многих видов охотно посещают муравьи, жуки, пчелы и мухи, которые, по-видимому, и являются переносчиками пыльцы. Гинецей состоит из 2—5 плодолистиков (у гиппократии обычно из 3). Рыльца головчатые или лопастные, на коротких столбиках или сидячие; завязь 2—5-гнездная, преимущественно верхняя, но редко, в результате срастания с диском, она может быть устроена как полунижняя или нижняя. Упомянув о диске, следует сказать, что это образование характерно для цветков большинства видов бересклетовых. Диск, или нектарный диск, является важной частью цветка, выполняя разные функции. С одной стороны, его мясистые, богатые сахаром и летучими веществами ткани привлекают насекомых, переносящих пыльцу с цветка на цветок, способствуя перекрестному опылению, с другой, будучи более «вкусной» пищей, диск отвлекает насекомых от поедания ими завязей и тычинок, т. е. выполняет защитную роль. Диск располагается обычно в центре цветка над венчиком и кольцеобразно окружает гинецей, оставляя его свободным или срастаясь с ним (рис. 165). К диску часто прикрепляются основания тычинок, а иногда и лепестки. По мнению Э. Беркли (1953), диск представляет собой часть сложного образования из разросшегося основания цветочной трубки и слившихся с ним рудиментарных тычинок, составляющих собственно диск. Дин Хоу (1969), однако, предлагает называть диском все это сложное образование в целом.

Плоды бересклетовых отличаются большим разнообразием типов и форм. Преимущественно это раскрывающиеся или нераскрывающиеся кожистые коробочки, несущие на поверхности крыловидные или шиповидные выросты. Встречаются также плоды костянки, крылатки, ягоды. Особенно привлекательны плоды многих видов бересклета в период их раскрывания. С внутренней стороны ярко окрашенных ребристых или шиповатых раскрытых створок коробочек свисают на тонких семяножках семена, заключенные в блестящие сочные гранатово-красные ариллусы. Именно благодаря красивым плодам и оранжево-желтой или багряной листве в осенний период многие, особенно листопадные, виды бересклета пользуются широкой популярностью в декоративном садоводстве во многих странах умеренного климата. Семена с ариллусами охотно поедают птицы, которые разносят их на далекие расстояния. Нераскрывающиеся плоды, снабженные крылатками, распространяются с помощью ветра. У гиппократии, например, плоды напоминают трехлопастный винт вертолета; будучи подхва-

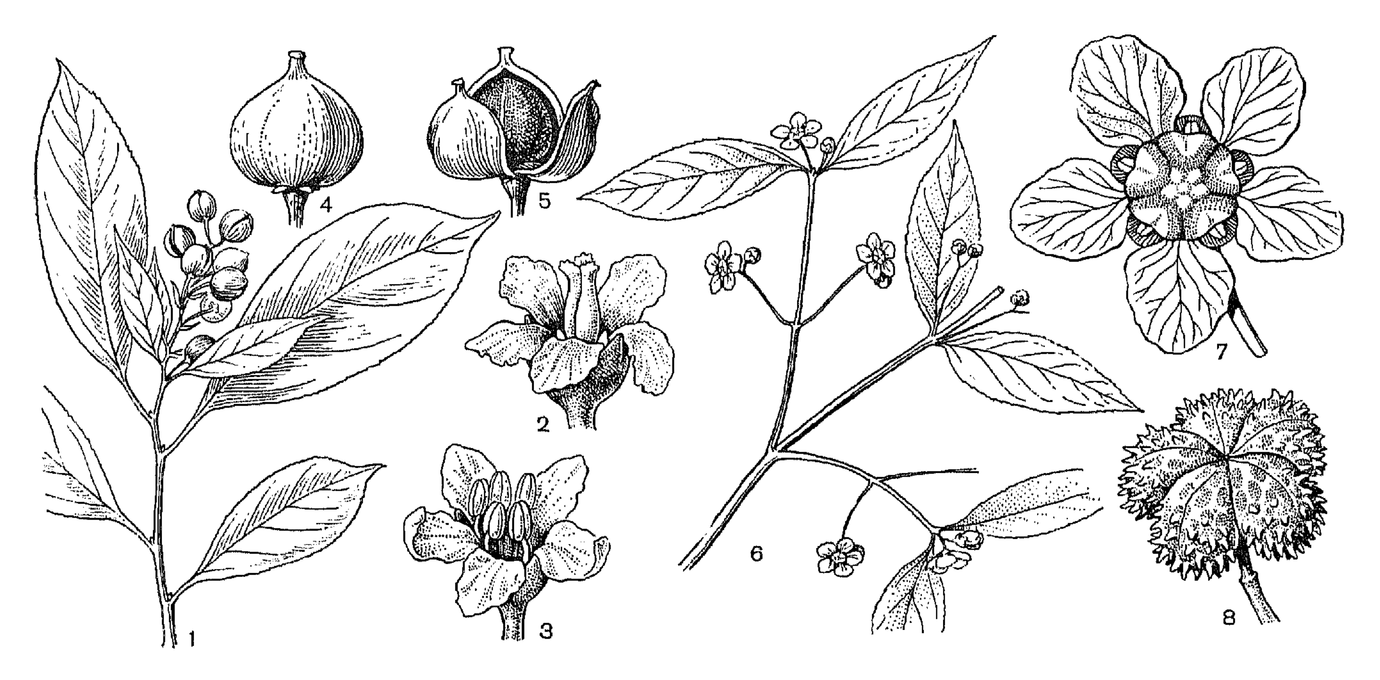



Рис. 165. Бересклетовые.

Древогубец лазящий (Celastrus scandens): *1* — плодущая ветвь; *2* — женский цветок; *3* — мужской цветок; *4*, *5* — плод. Бересклет американский (Euonymus americana): *6* — цветущая ветвь; *7* — цветок; *8* — плод.

чены ветром, они начинают быстро вращаться, долго парят в воздухе и могут опуститься очень далеко от материнского растения.

Таксономический объем семейства бересклетовых до сих пор остается в ряде случаев дискуссионным. Было предложено несколько систем, по-разному отражающих взаимоотношения и родственные связи таксонов внутри семейства. А. Л. Тахтаджян (1966), отметив, что семейство бересклетовых не производит впечатления вполне естественного, предложил подразделить его на 5 подсемейств: бересклетовые (Celastroideae), триптеригиевые (Tripterygioideae), кассиновые (Cassinoideae), кампилостемоновые (Campylostemonoideae) и гиппократеевые (Hippocrateoideae).

Подсемейство бересклетовых включает более половины родов и около двух третей видов всего семейства бересклетовых и распространено почти по всему его ареалу. Сюда относятся наиболее типичные для семейства роды, в том числе и произрастающие на территории нашей страны виды бересклета и древогубца.

К подсемейству триптеригиевых относятся 5 небольших родов, распространенных в Центральной и Южной Америке, на Мадагаскаре и в Восточной Азии (континентальный Китай, остров Тайвань, Корея, Япония). Это преимущественно небольшие деревья и кустарники с кожистыми цельными листьями. К отличительным особенностям триптеригиевых относятся их нераскрывающиеся коробочки с 1—3 более или менее широкими крыловидными выростами, а также семена, лишенные ариллусов.

Подсемейство кассиновых (12—14 родов и около 180 видов) широко распространено в тропических областях обоих полушарий, но областью наибольшего их сосредоточения являются Центральная и Южная Америка и Южная Африка. Цветки кассиновых иногда лишены диска, а семена — ариллуса. Плоды не раскрывающиеся, костянки, ягоды, 2—4-гнездные коробочки.

Кампилостемоновые представлены единственным родом *кампилостемон* (Campylostemon), насчитывающим около 12 видов, обитающих в тропической Западной Африке.

Подсемейство гиппократеевых, рассматривающееся часто в качестве самостоятельного семейства в порядке бересклетовых, включает 18 родов и более 300 видов, распространенных в тропических областях Южной Америки, Индии, Юго-Восточной Азии. Бóльшая же часть гиппократеевых (15 родов и около 150 видов) сосредоточена в тропической Африке и на Мадагаскаре. Это преимущественно небольшие деревья, лазящие кустарники и лианы с кожистыми супротивными листьями и мелкими обоеполыми цветками в сложных, сильно разветвленных метельчатых соцветиях. Нектарный диск, как правило, хорошо развит. По-

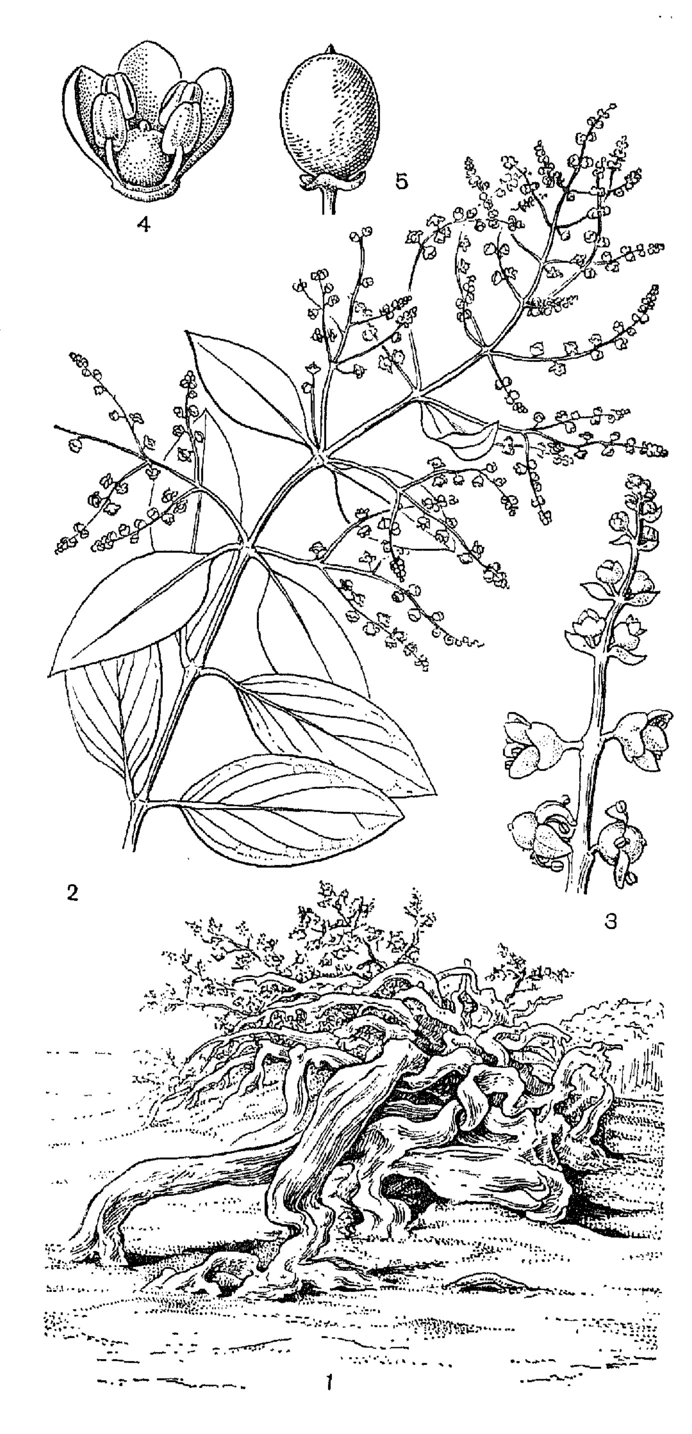



Рис. 166. Сальвадора персидская (Salvadora persica): 1 — общий вид растения; 2 — цветущая ветвь; 3 — соцветие; 4 — цветок (без чашечки); 5 — плод.

казывая много сходных черт во внешнем и внутреннем строении с остальными бересклетовыми и с подсемейством кампилостемоновых в особенности, гиппократиевые отчетливо отличаются 3-членным андроцеем, экстрорзными пыльниками, гинецеем из трех плодолистиков. В связи с этим интересно отметить, что Н. Робсон выдвинул предположение, что 3-членный андроцей гиппократеевых произошел от 4—5-членного андроцея остальных бересклетовых путем поглощения разросшимся диском одной или двух тычинок, наиболее близко расположенных к завязи. 5-членный андроцей у рода кампилостемон, по мнению Робсона, развился из 3-членного андроцея типа гиппократеевых, вследствие редукции диска и восстановления числа тычинок до 5. Древесина многих бересклетовых очень красивого цвета и рисунка, обладает высокими механическими качествами, но широкого использования не находит из-за небольших запасов сырья, ее применяют главным образом в качестве поделочных материалов в кустарных промыслах. В Индии, например, высоко ценятся красивые гребни для волос из древесины *плевростилии супротивной* (Pleurostylia opposita).

Нельзя не упомянуть о некоторых химических веществах, содержащихся в коре побегов и корней у ряда представителей семейства. Наиболее известным из таких химических веществ является гутта — полимерное соединение изопренового ряда, которое в смеси со смолами дает гуттаперчу — вещество, близкое по своим свойствам к натуральному каучуку. Но, в отличие от каучука, гуттаперча лишена эластичности и размягчается лишь при нагревании. До широкого внедрения синтетических пластмасс и других полимеров гуттаперчу в больших количествах употребляли в медицине для протезирования и как прекрасный изоляционный материал в электротехнической промышленности. Основную массу гуттаперчи добывали из азиатских тропических видов рода палаквиум (Palaquium), принадлежащего семейству сапотовых (Sapotaceae). Поэтому создание собственной сырьевой базы для получения натуральной гуттаперчи в странах умеренного климата имело большое хозяйственное значение. Особенно широкие работы в этом направлении, с использованием видов бересклета, проводились в нашей стране.

## СЕМЕЙСТВО САЛЬВАДОРОВЫЕ (SALVADORACEAE)

Это небольшое семейство включает 3 рода и 11—12 видов, произрастающих в тропических и умеренных странах от Африки до Верхней Бирмы и Юго-Восточной Азии (карта 12). Большинство сальвадоровых — кустарники или не-

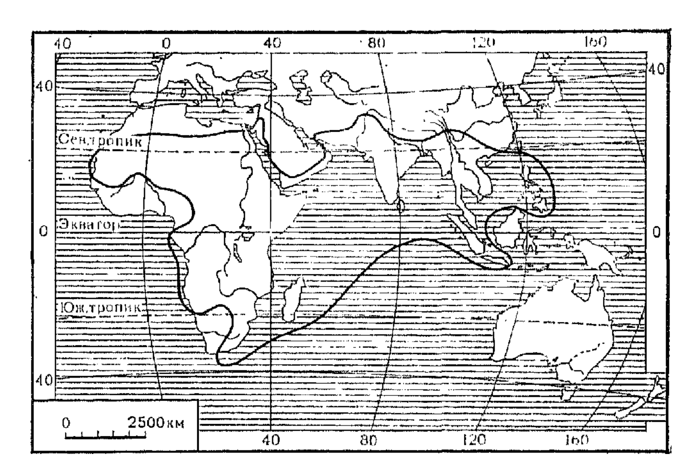
большие деревья с супротивными цельными кожистыми листьями без прилистников или с мелкими рано опадающими прилистниками. В пазухах листьев рода *азима* (Azima) развиты крепкие короткие колючки. Цветки мелкие, однополые, двудомные и однодомные, иногда частично обоеполые, 4—5-членные, собраны в пазушные или конечные кистевидные и метельчатые соцветия. Чашелистики мелкие, сросшиеся. Лепестки свободные или сросшиеся в основании (*сальвадора* — Salvadora, рис. 166). Тычинки, чередующиеся с лепестками; у азимы нити тычинок свободные, у рода *добера* (Dobera) — сросшиеся в трубку, а у сальвадоры — приросшие основаниями к лепесткам. Пыльники открываются продольной щелью. Нектарный диск отсутствует или редуцирован до мелких желёзок у основания тычинок. В мужских цветках присутствует рудиментарный гинецей, в женских — стаминодии. Гинецей из 2 плодолистиков, с коротким столбиком и цельным или двулопастным рыльцем; завязь верхняя, 1—2-гнездная, с 1—2 семязачатками в каждом гнезде. Плод — односемянная ягода или костянка. Семена без эндосперма.

Большинство сальвадоровых — жители сухих и жарких, часто засоленных местообитаний. Их мощная корневая система глубоко проникает в почву, достигая водоносных слоев. Во многих кустарниковых формациях и ксерофильных редколесьях они часто играют очень заметную роль.

Род азима, заключающий около 4 видов, распространен от Южной Африки через полуостров Индостан и остров Шри-Ланка до Малезии. Белые ягоды *азимы четырехколючковой* (A. tetracantha) съедобны, а плоды и листья *азимы отпрысковой* (A. sarmentosa) используются в Индии в медицинских целях.

Род добера, состоящий из 3 видов, распространен от Восточной Африки через юг Аравийского полуострова до полуострова Индостан. Древесину *доберы голой* (D. glabra) используют в Индии для изготовления кухонной посуды.

Ареал рода сальвадоры, состоящего из 4—5 видов, протягивается от Африки, где она широко распространена, через Западную Азию и Аравийский полуостров до Пакистана и Индии. Род сальвадора широко известен местным жителям пустынных районов Северной Африки, Аравийского полуострова, Передней Азии и Индии благодаря ароматным съедобным костянкам и особенно замечательным свойствам




Карта 12. Ареал семейства сальвадоровых.

древесины. У наиболее распространенного вида — *сальвадоры персидской* (S. persica, арабское название «арак») — древесина состоит из перемежающихся слоев тонкостенных сосудов вторичной ксилемы и толстостенных волокнистых элементов, что придает древесине одновременно мягкость и гибкость. Если такую древесину расплющить или размочалить, она образует плотные пучки эластичных нитей, из них изготовляют знаменитые зубные щетки «мизвак», которые уже более тысячи лет употребляют на мусульманском Востоке.

«Когда улыбалась она, обнажая ряд белых зубов,
Полированных сочным и сладким араком,
Их блеск был подобен сверканию солнца лучей...» —

писал средневековый арабский поэт. Высокие гигиенические свойства зубных щеток «мизвак» подтверждены многими современными исследованиями. Установлено, в частности, что в коре сальвадоры персидской присутствует ряд химических веществ, обладающих антисептическим действием и укрепляющих ткани десен. Листья и молодые побеги этого вида сальвадоры охотно поедают верблюды, что, как считают местные жители, повышает жирность молока. Листья имеют горчичный привкус, в Индии их употребляют как овощи.

Виды сальвадоры часто поселяются на открытых песках. Причудливо переплетенные корни и побеги создают естественную преграду, препятствующую перевеванию песков, и способствуют их закреплению (см. рис. 166).

## ПОРЯДОК САНТАЛОВЫЕ (SANTALALES)

### СЕМЕЙСТВО ОЛАКСОВЫЕ (OLACACEAE)

В семейство входит около 27 родов и 260 видов. Оно распространено в тропических и отчасти субтропических областях Африки, муссонной Азии, Австралии и Южной Америки. Род *ксимения* (Ximenia) пантропический.

Семейство представлено обычно вечнозелеными деревьями и кустарниками, иногда лиановыми. Многие, если не большинство, представителей семейства являются зелеными корневыми паразитами (полупаразитами). Род *олакс* (Olax) сочетает в себе черты и свойства разных жизненных форм. У палеотропического рода *эритропалум* (Erythropalum), иногда выделяемого в отдельное семейство, можно наблюдать побеги, преобразованные в настоящие усики. Листья цельные, очередные, с перистым жилкованием. Цветки в пазушных соцветиях или иногда одиночные, обычно мелкие, как правило, обоеполые, очень редко однополые и двудомные. Чашечка очень маленькая, сростнолистная. Венчик из 3—6 свободных или более или менее сросшихся лепестков, обычно довольно невзрачный, но у американского рода *хаунохитон* (Chaunochiton) желто-белые лепестки достигают в длину 8 см. Внутренняя поверхность венчика у представителей некоторых родов покрыта густой массой желто-коричневых волосков. Тычинки в равном числе с лепестками или чаще в несколько раз превышают их число. Их расположение довольно любопытно. У западноафриканской *кулы съедобной* (Coula edulis) по 3—4 тычинки располагаются напротив каждого лепестка и еще по одной тычинке расположено между каждыми смежными лепестками. У *олакса зеленого* (O. viridis) по одной тычинке расположено между каждой парой лепестков и по одному стаминодию напротив каждого лепестка. Пыльники вскрываются общей продольной щелью.

Опыление изучено очень слабо, но, судя по строению и запаху цветков, можно предполагать энтомофилию. Цветки многих представителей семейства имеют хорошо развитый нектарный диск и развитую систему стаминодиев, а в цветках *эритропалума* (Erythropalum) присутствует особый стаминодийный круг. Интересно, что О. Поршем (1929) было высказано предположение о возможности орнитофилии у *хаунохитона лорантовидного* (Chaunochiton loranthoides), строение цветков которого очень напоминает соцветие орнитофильного рода *пситтакантус* (Psittacanthus) из семейства ремнецветниковых.

Гинецей из (2)3(4—5) плодолистиков с коротким или длинным простым столбиком и 2—5-лопастным рыльцем; завязь обычно верхняя, редко полунижняя или нижняя. Разные варианты ее положения встречаются иногда в пределах одного рода, например у рода олакс. Завязь полностью или только в базальной части 2—5-гнездная. В завязи, как правило, формируется центральная колонка, срастающаяся с верхушкой полости завязи или не доходящая до нее. Семязачатки висячие, большей частью анатропные, с двойным или простым интегументом; иногда интегумент отсутствует (*олакс черепитчатый* — O. imbricata, рис. 167). Хотя в завязи образуется обычно несколько семязачатков, ко времени созревания плодов в каждом из них находится лишь одно семя. Плоды костянковидные или ореховидные, иногда заключены в сильно разросшуюся чашечку. Плоды некоторых видов съедобны.

Древесину ксимении, как и некоторых других представителей семейства, широко используют в качестве заменителя сандаловой древесины.

К олаксовым очень близко небольшое (9 родов и около 60 видов), но широко распространенное семейство опилиевые (Opiliaceae). Его представители встречаются в Юго-Восточной Азии и Австралии, на многих островах в зоне тропиков и субтропиков (от Тайваня до Новой Гвинеи и Новой Зеландии), в тропической Африке и тропической Америке (от Мексики до Аргентины). Обычно это небольшие деревья, иногда лазящие кустарники с очередными, цельными, перистонервными листьями. Виды отдельных родов — корневые зеленые паразиты иногда с очень сложно устроенными гаусториями, как у рода *кансьера* (Cansjera).

### СЕМЕЙСТВО САНТАЛОВЫЕ (SANTALACEAE)

В семействе около 35 родов и примерно 425 видов. Санталовые широко распространены в тропических, субтропических и умеренных областях обоих полушарий. Лишь немногие виды встречаются в странах с холодным климатом. Дальше всех на север продвинулись виды рода *ленец* (Thesium), дошедшие до Швеции и Эстонии, и монотипный североамериканский род *геокаулон* (Geocaulon), который достиг даже Аляски. В южном полушарии один из видов экзокарпоса — *экзокарпос Бидвилла* (Exocarpos bidwillii, рис. 168) — встречается на острове Южный в Новой Зеландии, а роды *нанодея* (Nanodea) и *архона* (Arjona) достигают Огненной Земли. В нашей стране встречаются только представители самого большого в семействе рода — *ленец* (Thesium), к которому относится более половины видов санталовых.

Санталовые большей частью кустарники или травы, многолетние или очень редко однолетние, как средиземноморский *ленец низкий* (T. humile), реже небольшие деревья. Большинство санталовых — зеленые корневые паразиты (полупаразиты), редко эндопаразиты. Паразиты имеются как среди трав, так и среди кустарников и деревьев. Самые крупные из них относятся к роду *санталум* (Santalum), отдельные экземпляры которого достигают в высоту 15 м и более и в диаметре 1—1,2 м, а самые маленькие принадлежат южноамериканским родам архона, *квинчамалиум* (Quinchamalium, около 25 видов в Андах) и монотипному роду нанодея (умеренные области Южной Америки).

Санталовые паразитируют главным образом на корнях, но среди них известен и целый ряд стеблевых паразитов, например виды родов *дендротрофа* (Dendrotrophe) и *фацелларня* (Phacellaria), паразитирующие на ветвях тропических деревьев. Дендротрофа, как и некоторые виды экзокарпоса, могут паразитировать как на ветвях, так и на корнях. Но дальше всех продвинулось приспособление к паразитическому образу жизни у тропического азиатского рода фацелларня, виды которого стали стеблевыми эндопаразитами. Все вегетативное развитие этих растений протекает в тканях стеблей растения-хозяина. Но самое интересное заключается в том, что фацелларня может паразитировать и на паразитах, а именно: на других представителях семейства санталовых, а также на ремнецветниковых (см. ниже).

Листья санталовых очередные или супротивные, цельные, от нормально развитых до чешуевидных, иногда, как у фацелларии, практически отсутствуют. Иногда листья бывают редуцированы только на побегах, образующих гаустории. Листья южноамериканской *йодины ромболистной* (Jodina rhombifolia, рис. 170), снабженные по краям тремя колючими заострениями, несколько напоминают некоторые типы листьев падуба остролистного.

Цветки санталовых мелкие, невзрачные, обычно более или менее зеленоватые, большей частью собраны в разного рода соцветия, реже одиночные, как, например, у рода ленец. Они обычно обоеполые, реже однодомные, двудомные или полигамные. Интересно, что в пределах рода фацелларня имеются как однодомные, двудомные и полигамные виды, так и виды, у которых развиваются только обоеполые цветки (например, у китайской *фацелларии Фарже* — Phacellaria fargesii). Околоцветник у санталовых простой, представлен только чашечкой, которая состоит из 3—6, чаще всего 4—5 зеленых, более или менее лепестковидных, свободных или сросшихся, часто мясистых чашелистиков (некоторые ботаники считают их

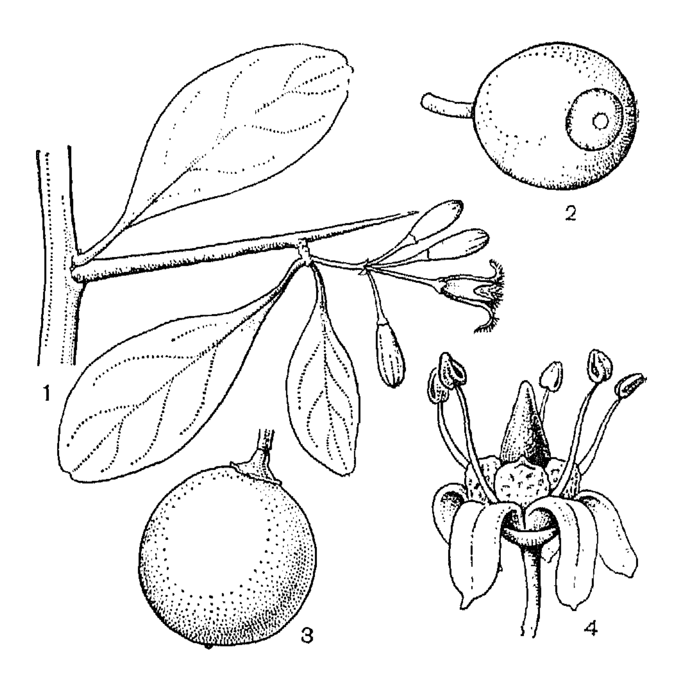


Рис. 167. Олаксовые и опилиевые.

Ксимения американская (Ximenia americana): *1* — часть ветви с цветком и бутонами. Олакс черепитчатый (Olax imbricata): *2* — плод. Агонандра высокая (Agonandra excelsa): *3* — плод. Опилия каркасолистная (Opilia celtidifolia): *4* — цветок.

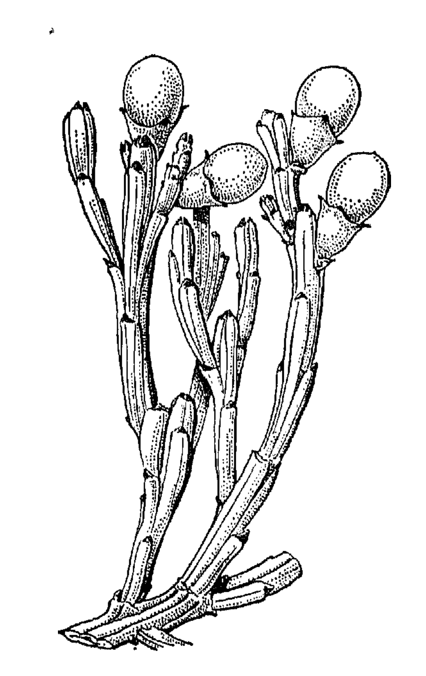


Рис. 168. Плодущие побеги экзокарпоса Бидвилла (Exocarpos bidwillii).

Рис. 169. Санталум фернандесский (Santalum fernandezianum):

*1* — общий вид растения; *2* — ветвь с соцветием; *3* — цветок; *4* — продольный разрез цветка.

не чашелистиками, а лепестками, чашечку же считают редуцированной). За чашечкой следует обычно хорошо развитый лопастный нектарный диск. Как указывает канадский ботаник Дж. Кайт (1969), у санталума и других родов этот диск производит впечатление образования, которое могло возникнуть в результате редукции венчика. Когда лопасти этого диска бывают хорошо развиты, как, например, у рода *баклия* (Buckleya), они чередуются с чашелистиками, что подтверждает их происхождение из редуцированного венчика. Тычинки в одинаковом числе с чашелистиками и с лопастями диска, обычно приросшие к диску и к чашечке; нити короткие, а иногда (австралийский род *хоретрум* — Choretrum) пыльники почти сидячие. Пыльники вскрываются продольной щелью. Гинецей из (2) 3—5 плодолистиков, с простым столбиком с головчатым или лопастным рыльцем, завязь верхняя (австралийский род *антоболус* — Anthobolus — и часть видов рода экзокарпос), полунижняя или нижняя, сросшаяся с основанием нектарного диска. Как показали исследования Ф. и Е. Смитов (1943), нижняя завязь у санталовых и близких семейств возникла в результате образования чашеобразного углубления на верхушке цветоложа, обрастающего завязь (другими словами, она погружена в цветоложе). Завязь санталовых вполне 1-гнездная или с перегородками у основания, со свободной центральной плацентой, несущей 1—3, реже 4—5 висячих семязачатков. Семязачатки иногда унитегмальные, как у ленца, *командры* (Comandra) или йодины, но у большинства санталовых они не дифференцированы на интегумент и нуцеллус, т. е. фактически беспокровные. Как показали исследования Ф. Фагерлинда (1939) и С. П. Бхатнагара и Р. Джоши (1965), наибольшая редукция семязачатка наблюдается у рода экзокарпос. У этого замечательного растения семязачаток не только беспокровный, но у него даже нет ясной дифференциации между семязачатком и плацентой. Другой интересной особенностью санталовых является наблюдаемое у некоторых родов, в частности у санталума, удлинение микропилярного конца женского гаметофита, который на 4-ядерной стадии или позднее выходит за пределы семязачатка и может даже достичь канала столбика. Плоды санталовых нераскрывающиеся, орехи или костянки. Интегумент, когда он имеется, потребляется растущим эндоспермом, и поэтому во всех случаях семя лишено кожуры. Зародыш у санталовых окружен обильным эндоспермом.

Хотя еще в прошлом веке Г. Мюллер наблюдал опыление цветков насекомыми у ленца, а Г. Иеронимус — у йодины ромболистной, биология опыления санталовых почти не изучена. Но душистость цветков ряда санталовых, венчиковидный околоцветник многих из них, строение соцветий, наличие диска, функционирующего как нектарник, и протандрия говорят о том, что насекомые являются если не единственными, то главными переносчиками пыльцы. В пользу насекомоопыления говорит также гетеростилия, которая наблюдается у *ленца промежуточного* (Thesium intermedium) и у рода архона. При этом особенно интересно, что у архоны гетеростилия сопровождается диморфизмом пыльцы. Но все же насекомые не являются, вероятно, единственными опылителями санталовых. Есть некоторые основания предполагать, что в двух по крайней мере случаях речь может идти об орнитофилии. По мнению

О. Порша (1930), у гавайских видов сантала лума возможно опыление птицами. Орнитофилия возможна также у андийского рода квинчамалиум. По мнению Дж. Кайта (1969), виды этого рода, особенно чилийский *квинчамалиум майский* (Q. majus), характеризуются некоторыми особенностями, указывающими на возможность орнитофилии, в том числе довольно большая и длинная венчиковидная чашечка, окрашенная в красный, оранжевый или желтый цвет. По мнению Г. Иеронимуса (1889), у некоторых санталовых не вполне исключено и ветроопыление, особенно у двудомных видов с очень большим числом мужских цветков, как, например, *озирис белый* (Osyris alba).

В ботанической литературе биологии опыления видов рода ленца уделялось особое внимание. Это объясняется тем, что род ленец хорошо представлен во флоре Европы и поэтому для европейских ботаников был наиболее доступным объектом исследований. В своей «Жизни растений», переведенной еще в начале века на русский язык, австрийский ботаник А. Кернер фон Марилаун подробно описал реакцию пыльников ленца на изменение влажности. При наступлении неблагоприятной погоды пыльники ленца закрываются и тем самым защищают пыльцу. Обыкновенно им нужно для этого лишь несколько минут, а во многих случаях и меньше. Если смочить пыльники *ленца альпийского* (T. alpinum), то они закрываются уже через 30 с. Кернер считает, что у этого растения смачивание пыльника производится посредством своеобразного пучка волосков, отходящих от околоцветника. Дело в том, что цветки ленца обращены своим зевом кверху и остаются в этом положении постоянно и при любой погоде. Поэтому падающие сверху капли дождя и росы попадают прямо в раскрытый цветок. Однако форма зева и особенности его тканей не дают цветку смачиваться; дождь и роса отлагаются на отгибе и не сразу попадают на пыльники. Тем не менее пыльники тотчас же закрываются, что объясняется тем, что лепестки соединены со стоячими перед ними тычинками пучком скрученных волосков, которые не только сами легко смачиваются, но и проводят воду к пыльнику подобно фитилю у керосиновой лампы; вследствие этого пыльник и закрывается. Но, по мнению английского ботаника М. Ф. Юарта (1892), значение этих волосков заключается в том, что они удерживают пыльцу вблизи зева околоцветника, а также предотвращают продвижение насекомого в поисках нектара по неправильному пути. У видов ленца с волосистым околоцветником волоски задерживают пыльцу посредством выделений своих желёзок. Наконец, было высказано также предположение, что во время цветения волоски как бы регулируют положение пыльников относительно рыльца: волоски удерживают пыльники от соприкосновения с рыльцем и тем самым предотвращают самоопыление. Однако у тех видов ленца, у которых пыльники и рыльце находятся на одном уровне, встречается также самоопыление. Оно возможно также у короткостолбчатых форм гетеростильных видов. Имеются также сведения о клейстогамии у *ленца горного* (T. montanum), околоцветник которого остается полностью закрытым.

Несколько больше известно о биологии плодов санталовых. Распространение плодов происходит у них почти исключительно с помощью животных, главным образом птиц, а также грызунов, и иногда муравьев. Хотя распространение ветром не наблюдалось ни у одного вида, но наличие у зрелых плодов баклии четырех разросшихся чашелистиков наводит на мысль о возможной анемохории. У санталовых наиболее обычна орнитохория. Экзокарпий у костянок часто красный, оранжевый или желтый, что, несомненно, привлекает птиц. Но интересно, что орнитохорные приспособления имеются и у некоторых орехов, превратившихся в своего рода «ложные костянки». У *антоболуса* (Anthobolus) и близких родов та часть плодоножки, которая находится непосредственно под плодом, разрастается и становится очень мясистой. Эта разросшаяся часть плодоножки, исполняющая функцию мясистого околоплодника костянки, часто бывает ярко окрашенной в контрастирующие цвета, как у некоторых видов экзокарпоса. Плодами экзокарпоса питаются не только летающие птицы, но и нелетающий австралийский эму. Плоды вполне съедобны и для человека. Забавно, что многие писавшие о природе Австралии называли плоды *экзокарпоса кипарисовидного* (E. cupressiformis) «вишней с наружной косточкой». Что касается мирмекохории, то еще Е. Ульбрих (1907) обратил внимание на то, что у европейского ленца альпийского плодоножка при созревании плода становится мясистой и может исполнять функцию элайосомы, привлекая муравьев.

У тех видов санталовых, которые паразитируют на ветвях, околоцветник снабжен различными придатками в виде волосков, щетинок и прочее; предполагается, что эти придатки служат для прикрепления плодов к растению-хозяину.

Семейство санталовых подразделяется на 3 трибы — санталовые (Santaleae), ленцовые (Thesieae) и антоболовые (Anthoboleae).

Триба санталовые — самая большая в семействе. Она включает около 27 родов. Несмотря на то что завязь у них нижняя и лишь иногда

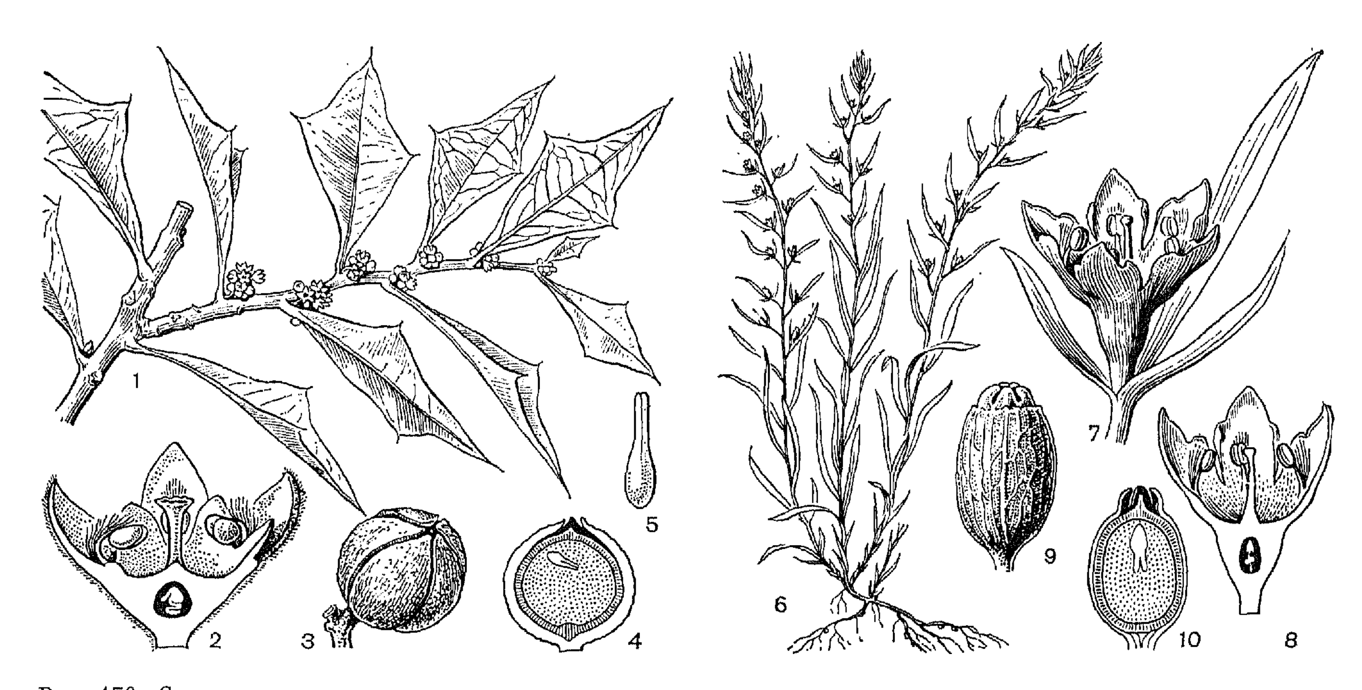



Рис. 170. Санталовые.

Й о д и н а р о м б о л и с т н а я (Jodina rhombifolia): *1* — ветвь с цветками; *2* — продольный разрез цветка; *3* — плод; *4* — продольный разрез плода; *5* — зародыш. Л е н е ц р а с п р о с т е р т ы й (Thesium divaricatum): *6* — *общий вид растения*; *7* — цветок; *8* — продольный разрез цветка; *9* — плод; *10* — продольный разрез плода.

полунижняя, эта триба считается относительно самой примитивной в семействе. Род санталум — самый известный представитель этой трибы. Он заключает более 20 видов, распространенных в восточной части острова Ява и на Малых Зондских островах, на островах Огасавара (Бонин), на Гавайских островах, на юге Новой Гвинеи, в Австралии, на Новых Гебридах, в Новой Каледонии, на островах Фиджи, островах Тонга, островах Общества, островах Туамоту, на острове Рапа, Маркизских островах и на островах Хуан-Фернандес. На этих последних островах, оторванно от общего ареала рода, некогда произрастал эндемичный *санталум фернандесский* (S. fernandezianum, рис. 170), который уже в первых десятилетиях нашего века был полностью уничтожен. Последний экземпляр этого вида, старое дерево высотой около 9 м, был сфотографирован в 1908 г. известным шведским ботаником К. С к о т т с б е р г о м, но уже в 1916 г. при повторном посещении этого места оно оказалось мертвым. Санталум фернандесский произрастал в лесах, покрывавших часть острова Робинзон-Крузо. Еще в 1624 г. его было много, но в результате хищнической добычи его ценной, долго сохраняющей свой приятный аромат, красной древесины, которую отправляли в Перу, уже к 1740 г. он стал очень редким. В 1978 г. этот вид был уже «посмертно» включен в «Красную книгу» мировой флоры, изданную Международным союзом охраны природы и природных ресурсов. Слова, написанные в этой книге о санталуме фернандесском, звучат для нас как эпитафия. Виды санталума — деревья или кустарники с вечнозелеными супротивными или редко очередными листьями, с зеленоватыми до желтых или красными обоеполыми цветками и плодами-костянками. Санталум паразитирует на корнях очень многих двудольных и даже на некоторых однодольных. Он может даже паразитировать на корнях других паразитов, например рода кансьера из семейства олаксовых и даже на других особях своего же вида. В Индии насчитывают почти 500 видов растений-хозяев для культивируемого и широко натурализовавшегося там *санталума белого* (Santalum album). Однако, как указывает английской ботаник Н. Л. Б о р (1953) в своей книге «Руководство по индийской лесной ботанике», далеко не все растения одинаково пригодны для санталума, а некоторые из них даже вредны и могут привести к гибели полупаразита. По наблюдениям Бора гибельно для санталума большинство представителей семейства анакардиевых, а также такие растения, как эритрина индийская (Erythrina indica), сапиндус трехлисточковый (Sapindus trifoliatus) и папайя. Но, как ни странно, санталум белый вполне успешно развивается на таком крайне ядовитом растении-хозяине, как стрихнос (Strychnos nux-vomica). Некоторое количество

алкалоида стрихнина переходит при этом в ткань санталума, доходя до листьев, но он не приносит ему никакого вреда.

В трибу ленцовые входит 5 родов, в том числе ленец, архона и квинчамалиум.

В самую специализированную в семействе трибу антоболовых входят австралийский род антоболус и широко распространенный род экзокарпос (в Малезии, Австралии, Новой Каледонии, на Гавайских островах и в Новой Зеландии).

Для человека главное значение санталовых заключается в ценной древесине некоторых их представителей. Широко известна и имеет наибольшее значение древесина *санталума белого* (Santalum album), известная под названием «сандаловой древесины» или «сандала» (это название происходит от санскритского candana). Сандаловая древесина — одна из самых драгоценных древесин мира. Она очень душистая, твердая, тяжелая и прочная, устойчивая против термитов. В ядре этой древесины содержится 3—6%, а в корнях — до 10% ценного эфирного масла. Древесину санталума белого использовали в Китае и Индии начиная с V в. до н. э. В древности ее экспортировали в Египет, Грецию и Рим. В настоящее время ее широко используют в Китае и особенно в Индии для резьбы по дереву, изготовления идолов, статуэток, вееров, шкатулок, шкафчиков, курительных палочек и различных сувениров. Измельченная в виде пудры, древесина служит для курения фимиама при совершении различных религиозных церемоний и похоронных ритуалов, а также для косметических целей. Кроме того, получаемое из древесины ствола и корня исключительно ароматное сандаловое масло применяют в парфюмерии и медицине. В диком состоянии санталум белый встречается на Малайском архипелаге от восточной части острова Ява до острова Тимор. Считалось, а некоторыми ботаниками считается и теперь, что этот вид дико произрастает также в Индии. Но ряд ботаников, особенно Ч. Фишер (1927, 1928, 1938), привели убедительные доводы в пользу того, что санталум белый, который уже с незапамятных времен культивируется в Индии, здесь натурализовался и получил широкое распространение. Это мнение поддерживает также Н. Л. Бор (1953). Индия, особенно штат Майсур, является главным в мире поставщиком сандаловой древесины и сандалового масла. Сандаловую древесину в той или иной степени заменяет древесина некоторых других видов санталума, произрастающих на Гавайских островах, островах Фиджи и в Новой Каледонии, а также австралийской *эвкарии колосковой* (Eucarya spicata), *ксимении американской* (Ximenia americana), *озириса тонколистного* (Osyris tenuifolia) и даже некоторых представителей других семейств. Наиболее знаменита древесина эндемичного для Фиджи и Тонга *санталума яси* (S. yasi). В течение долгого времени ее высоко ценили в Китае, где использовали для совершения различных религиозных обрядов. Очень высокая цена этой древесины в начале XIX в. вызвала целое нашествие жадных до наживы авантюристов на острова Фиджи. «Освоение» островов Фиджи европейцами фактически началось именно в связи с торговлей сандаловой древесиной между 1800 и 1805 гг. «Бум» продолжался только десять лет (между 1804 и 1816 гг.), и в результате «яси» представляет собой очень редкое растение, находящееся под охраной. Вся история торговли фиджийской сандаловой древесиной полна жестокостей, убийств и кровавой резни.

Некоторые санталовые, как ксимения американская, доставляют довольно хорошую древесину, употребляемую для производства мебели. Следует упомянуть также капский *колпоон сжатый* (Colpoon compressum), кору которого используют как дубильное сырье.

Есть среди санталовых и пищевые растения. Плоды некоторых из них, как, например, южноамериканский *акантосирис серповидный* (Acanthosyris falcata), гималайская *пирулария съедобная* (Pyrularia edulis), так же как утолщенные мясистые плодоножки некоторых видов (особенно экзокарпоса кипарисовидного — Exocarpos cupressiformis), вполне съедобны. Съедобны также сладкие клубни «макачи», или *архоны клубненосной* (Arjona tuberosa),— многолетней травы, обитающей в Патагонии.

Среди санталовых имеются также лекарственные растения.

### СЕМЕЙСТВО МИЗОДЕНДРОВЫЕ (MISODENDRACEAE)

К санталовым, особенно к родам архона и квинчамалиум, стоит близко семейство мизодендровых. Оно состоит из одного-единственного рода *мизодендрум* (Misodendrum, рис. 171), заключающего около 11 видов. Все они обитают в субантарктических нотофагусовых лесах Чили и Аргентины от 33° ю. ш. до Магелланова пролива.

Виды мизодендрума — кустарнички, ведущие полупаразитический образ жизни исключительно на видах рода *нотофагус* (Nothofagus) из семейства буковых. Большинство видов мизодендрума с мелкими очередными листьями. Но есть виды с листьями, редуцированными до чешуй, что создает впечатление членистости ветвей. Мизодендрумы — двудомные растения с очень мелкими цветками, собранными в слож-

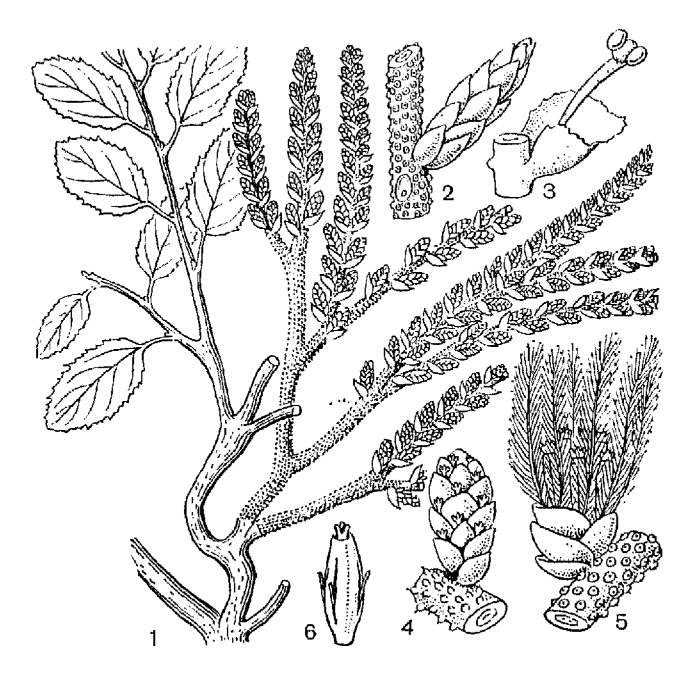


Рис. 171. Мизодендрум точечный (Misodendrum punctulatum) на веточке нотофагуса антарктического:
1 — общий вид растения; 2 — мужское соцветие; 3 — мужской цветок; 4 — женское соцветие; 5 — соплодие; 6 — завязь.

ные кистевидные соцветия. Мужские цветки без околоцветника, с 3 или 2 тычинками, сидячими вокруг небольшого подковovидного нектарного диска. Женские цветки несут гинецей из 3 плодолистиков, с толстым столбиком и с 3 рыльцами. Завязь заключена в 3 приросших к ней, но свободных по краям чашелистика. В щель между краями этого своеобразного околоцветника высовываются стаминодии, превращенные в щетинки, покрытые одноклеточными волосками. После опыления эти щетинки сильно удлиняются, достигая от 10 до 85 мм, и сохраняются при плодах. В полости завязи образуется толстая центральная колонка с 3 лопастями, представляющими редуцированные беспокровные семязачатки, из которых только один созревает в семя. Зародышевый мешок развивает длинный трубчатый гаусторий в плацентарную колонку, достигающий проводящих пучков в основании цветка. По этой особенности мизодендрум сходен с олаксовыми.

Процесс опыления не изучен. По-видимому, имеет место перекрестное опыление с помощью небольших насекомых. Плодики содержат одно семя с редуцированным покровом, зеленым эндоспермом и прямым зародышем, с небольшими сросшимися семядолями и корешком. В сезон плодоношения женские растения украшены массой щетинок. Из-за них мизодендрум иногда называют *«оперенной омелой»*. Небольшие легкие плоды, снабженные тремя щетинками, покрытыми остроконечными или крючковатыми волосками, разносятся ветром. Они цепляются за ветви окружающих нотофагусов и прикрепляются к ним. Здесь они и прорастают. Из корневого конца зародыша развивается толстая дисковидная присоска с тонким липким краем. Ее внутренняя часть внедряется в ветвь растения-хозяина. Вокруг радиально разросшейся гаустории образуются чашеподобные наплывы ткани хозяина. Симподиально ветвящиеся стебли паразита могут быть толще ветви растения-хозяина, и последняя обычно отмирает за местом его прикрепления.

## СЕМЕЙСТВО РЕМНЕЦВЕТНИКОВЫЕ, ИЛИ ЛОРАНТОВЫЕ (LORANTHACEAE)

Семейство ремнецветниковых — наиболее крупное в порядке санталовых. Оно включает от 30 до 65 родов (в зависимости от понимания объема рода) и не менее 900 видов, широко распространенных по земному шару, главным образом в тропических странах. Лишь отдельные виды заходят в субтропическую и умеренную зону. Наиболее крупный род семейства — *ремнецветник* (Loranthus), содержащий даже при узком его понимании более 200 видов. Почти все они обитают в тропиках Старого Света, только несколько видов внетропические. В нашей стране, в юго-западных областях, встречается *ремнецветник европейский* (L. europaeus, рис. 172) — небольшой листопадный кустарник, растущий на ветвях дуба черешчатого и дуба скального.

Подавляющее большинство ремнецветниковых — зеленые стеблевые паразиты (полупаразиты), использующие в качестве хозяев широкий круг растений из различных семейств цветковых растений. Некоторые виды являются «наземными» деревьями и кустарниками, развивающими корни или корнеподобные органы до нескольких метров длиной. Эндемик Западной Австралии — *нуйтсия обильноцветущая* (Nuytsia floribunda), называемая «рождественским деревом» за яркие желтовато-оранжевые цветки, появляющиеся к новому году, достигает в высоту 10 м. Только недавно был установлен паразитизм этого растения и обнаружены гаусториальные связи корней нуйтсии с корнями различных соседних растений, в том числе культивируемой моркови.

В семействе ремнецветниковых поражает разнообразие жизненных форм и способов прикрепления к питающим растениям. Виды рода *гайадендрон* (Gaiadendron), растущие в Америке (в Андах от Перу до Колумбии), встречаются как корневые и стеблевые паразиты. В Бразилии встречается лиана *фригилантус*

*остролистный* (Phrygilanthus acutifolius) с подземными корнями и деревянистым стеблем, высоко поднимающим облиственные ветви и цветки. Как на корнях, так и на стебле этого паразита образуются присоски (гаустории), внедряющиеся в соответствующие органы растения-хозяина.

Большинство исследователей считает, что у ремнецветниковых корневой паразитизм первичен, а стеблевой — вторичен. Одна группа стеблевых паразитов образует корнеподобные органы (эпикортикальные корни), растущие по поверхности ветвей растения-хозяина. Эти сильно преобразованные органы морфологически, вероятно, гомологичны придаточным корням. Через определенные интервалы на них образуются погружающиеся в ткань растения-хозяина гаустории, с помощью которых паразит закрепляется на ветви и получает из нее воду и питательные вещества. Такой способ паразитирования характерен, например, для вида *струтантуса* (Struthanthus) и представителей некоторых других родов. У более специализированных паразитов мощная гаусториальная система в виде длинных ветвящихся тяжей или аморфных образований развивается внутри стеблей растения-хозяина. На их поверхности появляются только побеги и соцветия паразита, возникающие в разных точках из внутренних тканей. Такой глубокий паразитизм характерен для некоторых видов ремнецветника и пситтакантуса (Psittacanthus). Почти все ремнецветниковые размножаются вегетативно. Гаустории у этих паразитов образуются из всех вегетативных органов — корней, стеблей и даже листьев. У тропического американского вида *струтантуса округлого* (S. orbicularis) свисающие тонкие молодые ветви имеют крепкие загнутые листья с крючковатой вершиной. Когда такой лист зацепляется за ветвь дерева, черешок закручивается вокруг нее, и вскоре в этом узле образуются эпикортикальные органы, охватывающие ветвь хозяина и внедряющие в нее свои гаустории. Известны случаи самопаразитизма наземных и эпикортикальных корней. В условиях тропического леса с его обильной растительностью часто наблюдается прикрепление одного паразита сразу к нескольким растениям-хозяевам и даже к другим паразитным растениям.

Ремнецветниковые — кустарники или небольшие деревья. Самым крупным представителем семейства является монотипная западноавстралийская *нуйтсия* (Nuytsia) — дерево высотой до 10 м. Листья цельные, тонкие или мясистые, обычно расположенные супротивно, очень редко очередные или мутовчатые. Характерны отчетливые 3—5 жилок, перисторасположенные или проходящие вдоль листа.

Рис. 172. Ремнецветник европейский (Loranthus europaeus):
1 — ветвь с плодами; 2 — цветки.

Лишь у некоторых растений листья редуцированы до чешуй, таков *фригилантус безлистный* (Phrygilanthus aphyllus). Цветки у ремнецветниковых обычно собраны в верхоцветные соцветия, актиноморфные или слабо зигоморфные, обоеполые или однополые (большей частью двудомные). Под околоцветником находится слегка лопастное или более или менее усеченное кольцевидное образование, называемое каликулусом.

Многие ботаники считают каликулус сильно редуцированной чашечкой, хотя и не все согласны с этим. Наиболее убедительным доводом в пользу этого мнения считается хорошо развитый 5—7-лопастный каликулус нуйтсии, который по своему анатомическому строению очень похож на чашечку. Вопрос, однако, остается открытым. Околоцветник (венчик, или чашечка, в зависимости от того, отождествляем ли мы каликулус с чашечкой или нет) состоит из 4—6 (до 9) долей, свободных или сросшихся в трубку. Тычинки в одинаковом числе с долями околоцветника и расположены супротивно им. Они чрезвычайно разнообразного строения. Пыльники при созревании раскрываются продольной щелью или верхушечными порами. Гинецей образован 3—4 сросшимися плодолистиками, с длинным или сильно укороченным столбиком; завязь нижняя, 1-гнездная, с толстой центральной колонкой, несущей полностью слившиеся с ней семязачатки. У ряда представителей семейства можно наблюдать по-

степенную редукцию колонки вплоть до полного ее исчезновения. В последнем случае женский гаметофит развивается в ткани основания завязи. В развитии зародышевых мешков их много удивительных особенностей. Прежде всего они необычайно сильно удлиняются и врастают в столбик, а у некоторых видов достигают даже рыльца. После оплодотворения зигота опускается в полость завязи благодаря росту подвеска. Кроме того, в завязи часто развиваются 6—7 зародышевых мешков, сливающихся на стадии развития эндосперма в общую структуру с несколькими молодыми зародышами, из которых только один достигает зрелости. Зародыш обычно крупный, с развитыми прямыми семядолями, которые выше почечки часто слипаются, образуя трубку.

У фригилантуса безлистного зародыш небольшой, без семядолей. Корневой конец зародыша без зачаточного корешка, обычно расширенный и плоский, и, по существу, представляет собой гипокотиль. Клетки его эпидермы с сосочковидными выростами, играющими определенную роль в закреплении зародыша на ветвях растения-хозяина. У большинства ремнецветниковых эндосперм обильный, но у некоторых родов он может отсутствовать. Плоды обычно ягодообразные, односемянные, с ярко окрашенным и мясистым околоплодником, редко сухие или костянковидные. Под мясистым наружным слоем расположен клейкий слой — висцин, заключающий внутренние ткани перикарпия и эндосперм с зародышем. У отдельных видов висцин представлен кольцом ткани в базальной или терминальной части плода. Этот слой из ослизняющихся клеток является замечательной особенностью ремнецветниковых, связанной с их приспособлением к стеблевому паразитизму и распространением плодов с помощью птиц.

Ремнецветниковые опыляются насекомыми или птицами. Многие тропические виды имеют крупные, ярко окрашенные цветки, приспособленные к опылению птицами. В Америке главными опылителями являются колибри, в Старом Свете — цветососовые (Dicaeidae) и нектарницевые (Nectariidae), а в Австралазии также медососовые (Meliphagidae). Привлекаемые обильным нектаром и сладкими выделениями на рыльце, птицы принимаются за работу еще до восхода солнца, когда многие цветки еще не открылись. Птицы надавливают на верхушку цветка своим клювом или вставляют его между долями околоцветника, и цветок раскрывается. Австралийский орнитолог С. А. Паркер (1977) так описывает опыление *лизианы внеплодниковой* (Lysiana exocarpi), паразитирующей в большом количестве на видах акации. Цветки оказались наполненными около одной трети нектаром. Во время выделения нектара лопасти трубчатого околоцветника плотно сомкнуты, что, вероятно, защищает нектар от нежелательных посетителей. Но, как только клюв медососа проникает в околоцветник, лопасти отходят в сторону. Вентральная лопасть трубки околоцветника, которая более свободна, чем остальные пять, отклоняется сильнее, почти на половину длины всей трубки, что позволяет птице достичь нектара снизу.

С. А. Паркер исследовал также цветки двух австралийских видов рода *амиема* (Amyema). Их строение сходно с лизианой, за исключением того, что доли околоцветника свободны до основания. Но и в этом случае доли околоцветника плотно сомкнуты во время выделения нектара.

Интересно, что в Индии малабарский дрозд (Sturnus malabaricus) иногда добывает нектар из цветков ремнецветника.

У ремнецветника европейского собранные в кисти ягодообразные желтые плоды издали заметны и охотно поедаются дроздами. У тропических видов семейства плоды обычно распространяются теми же видами птиц, которые являются их опылителями. Из желудка птиц вместе с экскрементами семена, окруженные клейким слоем, попадают на ветви деревьев и приклеиваются к ним. Ось зародыша удлиняется и соприкасается с поверхностью ветви, плотно прилипает к ней и расширяется. Из образовавшейся присоски возникает группа агрессивных клеток, внедряющихся в ткань ветви растения-хозяина до проводящего пучка. Эта погруженная первичная гаустория осуществляет снабжение проростка паразита питательными веществами. После заякоривания концы семядолей освобождаются от эндосперма, а из почечки развивается побег паразита. От первичной гаустории развиваются впоследствии придаточные корнеподобные органы, или интраматрикальные тяжи, а из них — вторичные гаусториальные органы и побеги паразита.

Ремнецветники вызывают серьезные повреждения цитрусовых, эвкалиптов и других миртовых деревьев, какао, гевеи, камфорного лавра. Поражают они и насаждения криптомерии японской. Кроме ухудшения роста растений, на которых они поселяются, они вызывают образование на них гипертрофированных галлов, образующихся в результате сильного и причудливого разрастания тканей растения-хозяина в местах образования гаусториев паразита. Размер этих галлов может быть с человеческую голову, и они сильно отягощают несущие их ветви.

## СЕМЕЙСТВО ОМЕЛОВЫЕ (VISCACEAE)

В облике омеловых имеется много общего с ремнецветниковыми и чаще всего они объединяются в одно семейство с двумя подсемействами. Но по современным представлениям омеловые имеют независимое от ремнецветниковых происхождение от санталовых, причем, вероятно, они происходят от другой группы санталовых, чем ремнецветниковые. В семействе 11 родов и около 510 видов. Оно распространено главным образом в тропических и субтропических областях и только отдельные виды заходят в умеренную зону. Относительно далеко на север продвинулись виды *омелы* (Viscum) и *арцеутобиума* (Arceuthobium) в материковой Евразии и *форадендрона* (Phoradendron) и арцеутобиума в Северной Америке. Один вид большого и широко распространенного рода *корталселла* (Korthalsella japonica) встречается в Японии.

Омеловые — кустарники или реже травы, ведущие обычно полупаразитический образ жизни на ветвях деревьев. Но некоторые виды арцеутобиума и форадендрона, с редукцией листьев, перешли к почти полному паразитизму. Омеловые паразитируют как на голосеменных, так и на цветковых растениях. Иногда (*омела членистая* — V. articulatum) они паразитируют на ремнецветниковых и даже на других омеловых (в данном случае на видах рода *нототиксос* — Notothixos). Листья, когда они развиты, супротивные, обычно с характерным дуговидным жилкованием. Имеются все переходы от хорошо развитых зеленых листьев к лишенным хлорофилла мелким чешуям, что можно особенно хорошо проследить в родах форадендрон, омела и *дендрофтора* (Dendrophtora). Роды же арцеутобиум, корталселла и *эвбрахион* (Eubrachion) имеют лишь чешуевидные листья. Эта редукция листьев не обязательно связана с понижением фотосинтетической активности, с более полным переходом к паразитизму. Арцеутобиум и корталселла имеют достаточно много хлорофилла, а форадендрон с чешуевидными листьями бросается в глаза своей яркой зеленью. У целого ряда родов омеловых, как дендрофтора, омела, форадендрон, корталселла и *гиналлоа* (Ginalloa), подобно южноамериканскому роду *иксокактус* (Ixocactus) из ремнецветниковых, происходит постепенное уплощение и расширение междоузлий, которые, таким образом, берут на себя функцию фотосинтеза.

Большинство омеловых развивает гаусториальную систему внутри тканей растения-хозяина. Но два неотропических рода — *антидафна* (Antidaphne) и *эремолепис* (Eremolepis)— характеризуются тем, что развивают на поверхности ветвей так называемые эпикортикальные корни, снабженные гаусториями.

За исключением специализированного рода иксокактус, цветки омеловых всегда бывают собраны в соцветия и всегда сидячие или почти сидячие. В отличие от ремнецветниковых цветки омеловых мелкие, длиной обычно менее 2 мм, а у многих видов дендрофторы даже менее 1 мм. Это невзрачные цветки обычно зеленоватые или желтоватые и лишь у некоторых видов арцеутобиума ярко-красные. Они всегда однополые, однодомные или двудомные, и лишь для *арцеутобиума наименьшего* (A. minutissimum) однажды указывалось наличие обоеполых цветков.

Околоцветник простой, 2—4-членный, сильно редуцированный, особенно в женских цветках, а у рода арцеутобиум он почти не выражен. Тычинки в одинаковом числе с долями околоцветника, свободные или приросшие к ним. В семействе омеловых наблюдается постепенная редукция тычинок, выражающаяся как в редукции тычиночной нити, так и в уменьшении числа гнезд пыльника, который у дендрофторы стал одногнездным. Гинецей омеловых состоит из 3—4 плодолистиков, с коротким столбиком, заканчивающимся массивным рыльцем; завязь нижняя, 1-гнездная, с короткой редуцированной центральной колонкой, иногда лопастной, несущей полностью слившиеся с ней семязачатки, которые у омеловых достигли крайней степени упрощения и морфологически уже не выражены. У некоторых видов омелы отсутствует даже центральная колонка и женский гаметофит развивается прямо в ткани основания завязи. Плоды ягодообразные, сочные и ярко окрашены, с 1 или реже 2—3 семенами. В стенке плода развивается характерный клейкий слой (висцин), расположенный обычно внутри от проводящих пучков, в то время как у ремнецветниковых он расположен снаружи. Семена без кожуры, с мясистым эндоспермом, окружающим зародыш, кроме его корневой части.

Омеловые обычно опыляются насекомыми, но в некоторых случаях, как у *омелы белой* (V. album, рис. 173) и арцеутобиума, установлено также ветроопыление. У арцеутобиума в области рыльца выделяется капелька жидкости, которая служит для улавливания пыльцы. С усыханием этой капельки пыльца приходит в соприкосновение с рыльцем. Но главными опылителями омеловых являются насекомые, в основном перепончатокрылые, которых привлекает выделение нектарного диска и особенно пыльца. У некоторых родов, как у антидафна, пыльца является единственным аттрактантом для насекомых. Есть указания, что омелу белую опыляют мухи.

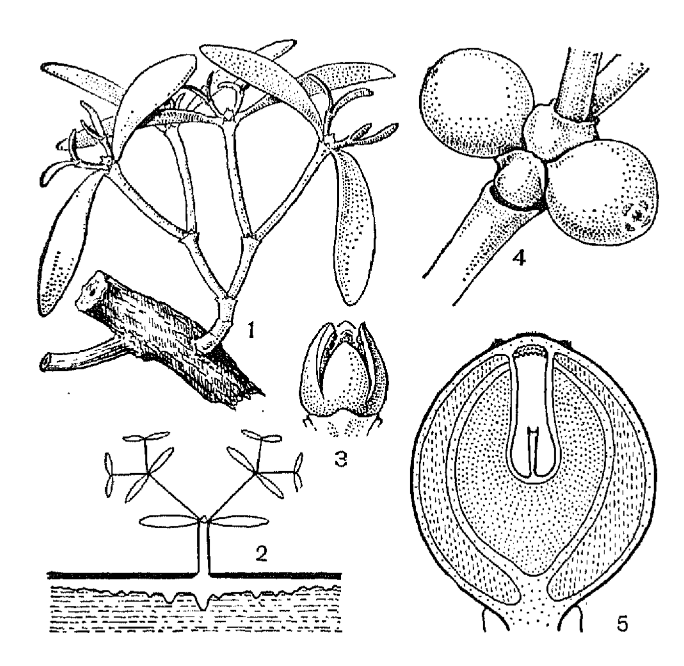



Рис. 173. Омеловые.

Омела белая (Viscum album): *1* — молодое растение на стебле груши; *2* — схема строения омелы с облиственным побегом и гаусториальным тяжем, развивающимся под корой ветви растения-хозяина; *3* — мужской цветок. Омела окрашенная (V. coloratum): *4* — плоды; *5* — продольный разрез зрелого плода.

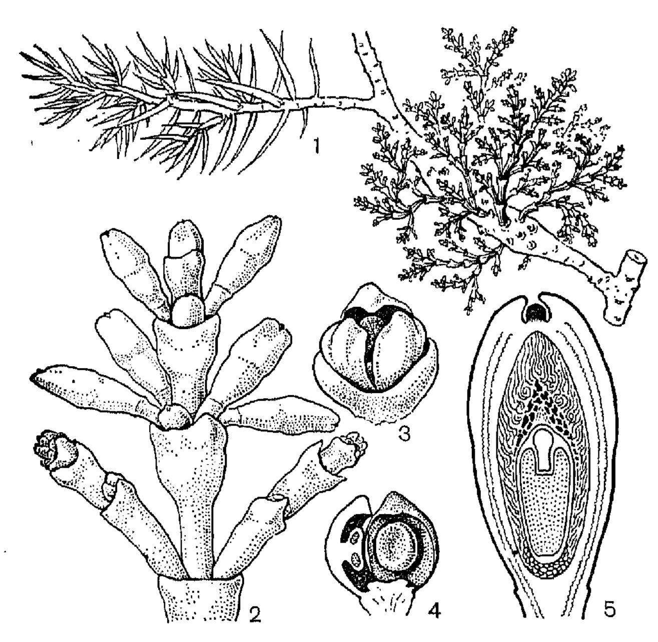



Рис. 174. Арцеутобиум можжевельниковый (Arceuthobium oxycedri):

*1* — общий вид растения на ветке можжевельника; *2* — часть ветви с женскими (вверху) и мужскими (внизу) цветками; *3* — мужской цветок; *4* — мужской цветок в разрезе (видны тычинки, приросшие к листочкам околоцветника); *5* — продольный разрез зрелого плода (эндосперм и зародыш окружены клейким слоем внутренней части стенки плода).

В строении плода, семени и зародыша ярко выражены приспособительные признаки к особенностям распространения и прорастания омеловых. Их ягодообразные плоды и распространяются главным образом птицами. Наряду с эндозоохорией наблюдается также эпизоохория, выраженная в том, что птицы, очищая свой клюв на ветвях деревьев, оставляют там клейкие семена (как у видов омелы). Но орнитохория характерна не для всех омеловых. Плоды арцеутобиума, взрываясь, выбрасывают клейкие семена на значительное расстояние (пример активного баллиста).

Процесс прорастания семян омеловых замечательно преобразован в связи с особенностями их паразитизма. Наиболее хорошо он изучен у омелы. Семена прорастают на ветвях растений-хозяев. Корневой конец зародыша изгибается к поверхности ветви и при соприкосновении с ней расширяется в дисковидную присоску. Из ее центра образуется группа клеток, которые внедряются в стебель растения-хозяина до его проводящего пучка. На следующий год развивается облиственный побег, а из присоски, вклиненной в ткань растения-хозяина, возникают так называемые «коровые корни» — зеленоватые, почти цилиндрические тяжи. Они растут вдоль питающей их ветви, между корой и древесиной, вверх и вниз от места внедрения первичного гаустория. В дальнейшем на этих тяжах, перпендикулярно к ним, образуются вторичные гаустории, из них развиваются новые побеги паразита, поражающего постепенно все тело растения-хозяина. Поэтому срезание кустов омелы не уничтожает паразита. У арцеутобиума основная часть тела представлена множеством переплетающихся тяжей в стебле питающего растения, достигающих точки роста побега. Устанавливается изофазность (одновременность) цветения паразита и хозяина. У некоторых омеловых все вегетативное тело паразита находится внутри стеблей растения-хозяина и на поверхности появляются только цветки.

Самые большие роды в семействе — это форадендрон (около 190 видов) и омела (около 100 видов). Все виды рода форадендрон обитают в тропической Америке. Это кустарники с ложнодихотомическим ветвлением, образующие густые пучки побегов на ветвях растений-хозяев. Большинство видов — вечнозеленые растения, с крупными, цельнокрайними, супротивно расположенными листьями. Но у некоторых видов листья редуцированы до чешуй. *Форадендрон либоцедрусовый* (P. libocedri) образует свисающие безлистные побеги. В качестве хозяев форадендрон предпочитает деревья с твердой древесиной, особенно хвойные (можжевельник, пихта, кипарис). Некоторые

его виды в Калифорнии поражают деревья из семейства бобовых, другие растут на дубе, ильме, грецком орехе. Отмечалась деформация и гибель деревьев, пораженных паразитом. В месте его внедрения на стебле растения-хозяина образуются вздутия из-за разрастания тканей. Эти причудливо деформированные ветви используют для различных поделок.

Виды омелы распространены главным образом в тропических и субтропических областях Азии и особенно Африки, а также в Новой Гвинее, в Австралии и в умеренных областях Евразии. Виды омелы кустарники или травы. Ветви в поперечном сечении округлые, гранистые или уплощенные, прямостоячие или висячие. Листья супротивные или реже мутовчатые, у ряда видов редуцированы до чешуй, как у *омелы непальской* (V. nepalense), или даже полностью отсутствуют, как у *омелы угловатой* (V. angulatum). У южноафриканской *омелы наименьшей* (V. minimum), паразитирующей на видах молочая, редуцированы не только листья, но и стебли. Цветки однодомные или двудомные, зеленоватые, желтые или беловатые, в пазушных или верхушечных соцветиях. Плоды белые, желтые, оранжевые или красные, содержат клейкое вещество висцин.

В нашей стране 2 вида омелы: омела белая в средней и южной полосе европейской части СССР и на Кавказе и *омела окрашенная* (V. coloratum) — на Дальнем Востоке. Оба эти вида настолько близки, что многие ботаники рассматривали омелу окрашенную как подвид или даже как разновидность омелы белой. У омелы белой различают 3 подвида. Один из них паразитирует на лиственных деревьях — груше, яблоне, тополе, клене, дубе; два других — на хвойных деревьях — пихте, сосне и лиственнице. Из плодов омелы получают так называемый птичий клей, используемый для ловли мелких птиц. Экстракт из молодых листьев омелы белой применяют для лечения ранних стадий гипертонической болезни.

Небольшой род арцеутобиум заключает 15 видов, распространенных главным образом во внетропических областях северного полушария, но некоторые его виды достигают Малайского полуострова, Явы и Вест-Индии. Это маленькие кустарники с супротивными чешуевидными листьями и однополыми цветками, паразитирующие исключительно на голосеменных растениях. Некоторые виды имеют крошечные размеры. Так, североамериканский *арцеутобиум крошечный* (A. pusillum) не превышает в высоту 1—2 см, а о западногималайском *арцеутобиуме наикрошечном* (A. minutissimum) знаменитый английский ботаник Дж. Хукер писал: «Это самое крошечное двудольное растение, какое я могу вспомнить». Наиболее широко распространен *арцеутобиум можжевельниковый* (A. oxycedri, рис. 174, табл. 43), растущий на можжевельнике в Северной Америке, Африке, Азии и Европе. Этот род является карликовым паразитом, с небольшими пучками слабодревеснеющих тонких желтоватых ветвей. Мелкие чешуевидные листья срастаются в основании и придают ветвям членистый вид. Наибольшее число видов рода (5) встречается в Северной Америке, здесь они паразитируют на пихтах, елях и соснах. Паразит вызывает уменьшение прироста пораженных деревьев, их деформацию, а нередко и большой процент гибели, особенно в культурных посадках.

## ПОРЯДОК БАЛАНОФОРОВЫЕ (BALANOPHORALES)

### СЕМЕЙСТВО ЦИНОМОРИЕВЫЕ (CYNOMORIACEAE)

В семействе 1 род — *циноморий* (Cynomorium), заключающий всего 2 вида. Один из них — *циноморий багряный* (C. coccineum) — распространен на Канарских островах и в Средиземноморье, а другой — *циноморий джунгарский* (C. songaricum) — в Западной и Средней Азии и в Монголии. В нашей стране циноморий джунгарский обитает в основном в бассейнах рек Или, Чу, Кошкар. В местах его произрастания можно видеть приподнимающиеся здесь и там над почвой фиолетово-бурые столбики, напоминающие скорее плодовые тела грибов, чем цветковые растения. Плодущий побег циномория устроен на первый взгляд довольно просто: на вершине мясистого подземного стебля (ножке) располагается цилиндрическое колосовидное соцветие (шляпка), строение которого можно разглядеть только на срезе и под сильным увеличением. Утолщенная мясистая ось соцветия циномория, как и мясистая подземная часть стебля, клетки которых заполнены запасными веществами, — приспособление, позволяющее многочисленным плодам дозревать даже при полной изоляции паразита от питающего растения-хозяина. Это случается совсем не редко, учитывая, что циноморий обычно растет на выпасах, паразитируя на корнях тамариксов, солянок и селитрянок, и его побеги часто повреждаются (но не поедаются!) овцами. Оба вида циномория — бесхлорофилльные растения, стебель и даже соцветие которых усажены многочисленными чешуями, представляющими

собой рудименты некогда зеленых листьев. Тем не менее и в своем нынешнем состоянии чешуеобразные листья хорошо выполняют защитные функции, предохраняя побеги циноморня от повреждений при росте в засоленной, нередко каменистой почве. На мясистой оси соцветия циноморня на коротких цветоножках располагаются сотни (а иногда и более тысячи) очень мелких цветков. Каждое соцветие состоит из мужских, женских и обоеполых цветков. Обычно женских цветков в 2—3 раза больше, чем мужских. Число обоеполых цветков незначительно. В каждом обоеполом цветке наряду с гинецеем присутствует лишь одна тычинка. В мужском цветке также развивается лишь одна тычинка и 1—2 ярко-желтых нектарника, окраска которых резко контрастирует с окраской цветков и соцветия в целом. Женский цветок состоит из гинецея с нижней завязью и простого околоцветника, образованного 4—6 язычкообразными чешуями, в которых можно признать редуцированные остатки чашечки. Такой же простой околоцветник у мужских и обоеполых цветков. Поскольку нектарники встречаются только в мужских цветках, есть основания предполагать, что они представляют собой измененные рудименты гинецея, что подтверждается и их положением в цветке. Гинецей с простым, у основания утолщенным столбиком с головчатым рыльцем; завязь нижняя и содержит один свисающий в полость завязи массивный семязачаток. Плод ореховидный. Семя с эндоспермом.

Цветение и опыление циноморня джунгарского, изученного автором этих строк, протекает очень своеобразно. Период цветения каждого соцветия можно разделить на две отчетливые фазы: мужскую и женскую. Первыми созревают мужские цветки. При этом их тычинки быстро и значительно удлиняются, вынося пыльники над общей массой чешуй околоцветников. В это время при взгляде на соцветие создается впечатление, что оно состоит из одних мужских цветков. Обращают на себя внимание довольно многочисленные, контрастно окрашенные нектарники. Мужская фаза цветения сопровождается активным выделением аттрактантов (веществ, привлекающих опылителей), создающих сильный и очень стойкий гнилостный запах. Уже по запаху можно судить о составе насекомых-опылителей, представленных тремя видами жуков, двумя видами гусениц и несколькими видами муравьев и мух. Насекомых привлекают на соцветия и нектар, и пыльца. Основная масса пыльников раскрывается почти одновременно. Семязачатки в завязях женских и обоеполых цветков этого же соцветия находятся еще на ранних стадиях развития. Через 3—5 дней пыльники начинают засыхать. Вторая, женская фаза цветения протекает значительно длительнее, чем мужская, около двух недель. В этой фазе соцветия циноморня джунгарского сохраняют ощутимый запах аттрактантов, что объясняется продолжительным функционированием нектарников мужских цветков и обеспечивает привлечение насекомых-опылителей. Кроме того, каждое соцветие циноморня сонгарского снабжает в этот период насекомых и некоторым количеством пыльцы, созревающей в пыльниках обоеполых цветков. Перекрестное опыление у циноморня джунгарского в целом обеспечивается как разновременным созреванием мужских и женских цветков одного соцветия, так и разновременным развитием побегов разных растений местной популяции. Вся довольно сложная система дифференциации цветков по признакам пола и цветков и соцветий по срокам развития оказывается таким образом вполне целесообразной.

Созревание плодов у циноморня джунгарского длится около месяца. Созревшие плоды остаются на растениях, которые в это время активно посещаются теми же видами жуков и муравьев, которые охотно поедают плоды, функционально выполняющие, в сущности, роль семян. Обильно снабженное эндоспермом семя заполняет в процессе роста всю полость завязи и содержит крайне редуцированный зародыш, состоящий всего из нескольких десятков клеток, образующих относительно просто устроенное уплощенно-овальное тело. Плоды циноморня с помощью насекомых или дождей доставляются в почву, где лишь некоторые из них находят со временем подходящий питающий субстрат — корни растения-хозяина.

Развитие циноморня происходит сходно с таковым других высокоспециализированных растений — паразитов. Развитие одного побега длится 3—4 года, развитие одного клона, возможно, десятилетия. Каждый побег адвентивный и возникает из эндогенного очага меристематической ткани. Вегетативное размножение циноморня происходит за счет развития системы вторичных гаусториеобразующих органов (эволюционно преобразованных адвентивных корней).

В средние века, когда лечили людей по принципу подобия, «мальтийской гриб», как называли тогда циноморий, за свой цвет, напоминающий цвет свернувшейся крови, пользовался огромной популярностью у жителей Средиземноморья и Западной Европы. В нем видели средство от кровотечений. Приписывали этому растению и другие чудесные свойства. Добывали циноморий главным образом на острове Мальта. Отсюда и название — мальтийской гриб.

## СЕМЕЙСТВО БАЛАНОФОРОВЫЕ (BALANOPHORACEAE)

Семейство включает 18 родов и около 120 видов. Оно широко распространено в тропических областях обоих полушарий. Некоторые виды баланофоровых встречаются и в субтропиках и доходят на севере до острова Хонсю (Япония), а на юге — до острова Северный (Новая Зеландия). Род *жуелия* (Juelia) поднимается в Боливийских Андах до высоты 3800 м над уровнем моря.

Баланофоровые в высшей степени своеобразная группа паразитных цветковых растений. Как и циномориевые, внешне они скорее напоминают плодовые тела грибов, нежели цветковые растения. Интересно, что еще в прошлом веке Дж. Хукер (1856) в своей классической работе о баланофоровых счел необходимым доказывать их принадлежность к цветковым растениям.

Баланофоровые — более или менее мясистые бесхлорофилльные многолетние паразитные травы, характеризующиеся очень высокой специализацией и сильным упрощением всех органов, как вегетативных, так и репродуктивных (рис. 175). Они паразитируют на корнях представителей самых разных семейств двудольных растений, а также на корнях некоторых пальм. Окраска баланофоровых варьирует от желтой и бурой, через разные оттенки розового и красного до темно-пурпуровой, но никогда не бывает зеленой. Физиологический контакт паразита с корнем растения-хозяина осуществляется в своеобразных клубневидных и корневищеподобных образованиях, морфологическая природа которых не вполне ясна. У неотропического рода *лофофитум* (Lophophytum) клубень несет чешуевидные листья и бывает очень больших размеров (массой до 15 кг). Далеко не всегда этот орган бывает образован только тканями паразита. У *баланофоры* (Balanophora), например, клубень представляет, по словам Дж. Кайта (1969), запутанную комбинацию тканей обоих партнеров — паразита и растения-хозяина. В зрелом клубне проводящие пучки растения-хозяина проходят далеко внутрь этого двойственного органа. Кроме клубневидных органов, которые тесно связывают паразита с растением-хозяином, у некоторых родов, например у африканско-мадагаскарского рода *тоннингия* (Thonningia), имеются корневищеподобные органы, которые ветвятся в почве как бы в поисках корней новых растений-хозяев. У тоннингии они имеют корневой чехлик, и не исключено, как думает Дж. Кайт, что эти корневищеподобные органы вообще являются видоизмененными корнями. Интересно, что, когда мясистый корень тоннингии достигает корня потенциального растения-хозяина, он разрастается и как бы захватывает его.

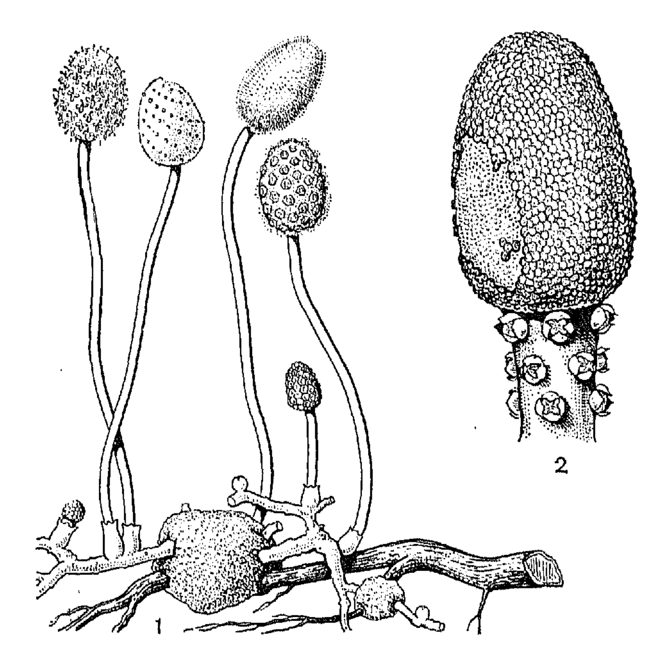



Рис. 175. Баланофоровые.
Хелозис гвинейский (Helosis guyanensis): 1 — часть растения. Баланофора Хильдебрандта (Balanophora hildebrandtii): 2 — соцветие.

Листья баланофоровых очередные или мутовчатые, чешуевидные, варьирующие от почти игловидных базальных органов некоторых видов до крупных чешуй у видов баланофоры. Некоторые роды безлистные.

В клубневидных или корневищеподобных органах баланофоровых соцветия закладываются эндогенно. Что они закладываются эндогенно, видно уже по наличию воротничковидного влагалища у их основания. Соцветия баланофоровых очень разнообразны.

Цветки баланофоровых мелкие и всегда однополые (однодомные или реже двудомные), с редуцированным околоцветником и даже без околоцветника. Строение мужских цветков разное у разных родов. Так, у своеобразного и относительно примитивного южноафриканского рода *мистропеталон* (Mystropetalon) мужские цветки состоят из нескольких редуцированных долей околоцветника и 2 тычинок на длинных нитях, в то время как у монотипного новозеландского рода *дактилантус* (Dactylanthus) цветок сведен обычно к одному почти сидячему двулопастному пыльнику с 2, реже 4 нитевидными долями околоцветника, которые иногда могут отсутствовать. Мужской цветок дактилантуса достиг таким образом самой крайней степени редукции. У некоторых американских родов, как, например, *латрофитума* (Lathrophy-

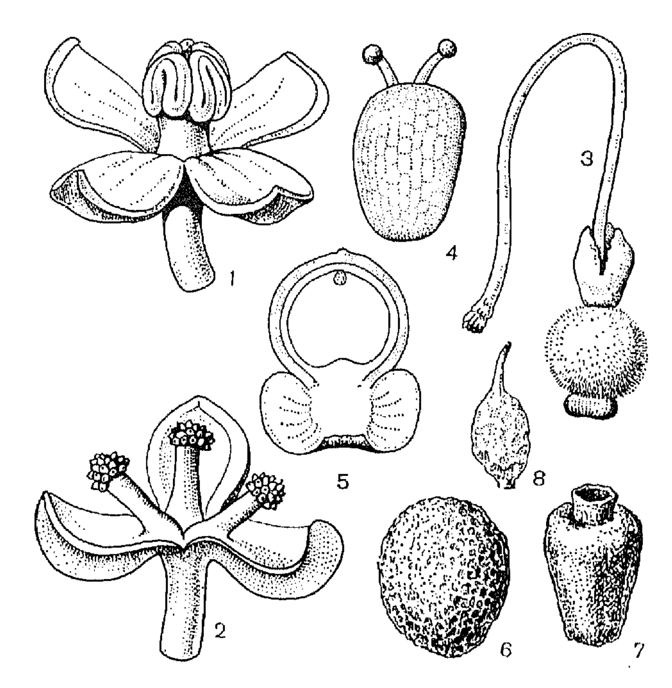



Рис. 176. Баланофоровые.

*1* — баланофора грибоподобная (Balanophora fungosa), мужской цветок; *2* — саркофите кроваво-красный (Sarcophythe sanguinea), мужской цветок; *3* — мистропеталон Тома (Mystropetalon thomii), женские цветки; *4* — латрофитум Пикольта (Lathrophytum peckolti), женский цветок; *5* — мистропеталон Тома (Mystropetalon thomii), продольный разрез плода; *6* — саркофите кроваво-красный (Sarcophyte sanguinea), плод; *7* — ашеттеа южноколедонская (Hachettea austrocaledonica), плод; *8* — баланофора Хильдебрандта (Balanophora hildebrandtii), плод.

tum), мужской цветок полностью лишен околоцветника и состоит из двух маленьких тычинок. В некоторых родах наблюдаются разные варианты и степень слияния тычинок и пыльников, что приводит в конечном счете к образованию так называемого синандрия — колонки со многими пыльцевыми гнездами наверху. Многие виды рода баланофоры обнаруживают при этом переходные состояния. У двух близких африканских родов *саркофите* (Sarcophyte) и *хламидофитон* (Chlamydophyton) в мужских цветках образуются три синандрия (рис. 176).

Женские цветки очень мелкие и значительно более упрощены, чем мужские. Относительно наименее упрощенные женские цветки сохранились у *мистропеталона* (Mystropetalon) и у очень своеобразного монотипного новокаледонского рода *ашеттеа* (Hachettea). Гинецей этих растений состоит из маленькой шарообразной завязи и длинного согнутого столбика с тремя рыльцевыми лопастями. Завязь увенчана маленьким трехлопастным околоцветником (который у ашеттеи очень редуцирован). У некоторых баланофоровых имеются остатки околоцветника, но у латрофитума и близких родов женский цветок представлен завязью с двумя столбиками. Наибольшей редукции достиг женский цветок у баланофоры.

Семязачатки баланофоровых также достигли крайней степени упрощения. Плоды баланофоровых мелкие, ореховидные или почти костянковидные. Семена также очень мелкие, с редуцированным зародышем и относительно обильным эндоспермом.

Об опылении баланофоровых мы знаем мало. Известно лишь, что у дактилантуса цветки издают сладкий, тяжелый запах и посещаются мухами, а нектар цветков мистропеталона собирается пчелами, мухами и даже птицами. Слабая изученность этих растений связана с условиями их местообитания (обычно это влажные тропические леса) и с тем, что бо́льшую часть жизни баланофоровые проводят в земле. Некоторым представителям семейства свойственна, по-видимому, зоохория или мирмекохория (например, у мистропеталона). У рода баланофора самые мелкие плоды из всех известных у цветковых растений. Не исключено, что они могут распространяться ветром, подобно пыльце.

В некоторых тропических странах стебли и клубеньки баланофоровых использовали и, возможно, используют для питания. Сухие стебли баланофора и лангсдорффии нередко применяли в прошлом в качестве свечей или как факелы вследствие очень богатого содержания в них воскообразного вещества (баланофорина). Однако главная ценность этого семейства для ботаников состоит в том, что баланофоровые представляют собой яркий пример глубокой перестройки организации растений в процессе длительного приспособления к паразитному образу жизни.

## ПОРЯДОК КРУШИНОВЫЕ (RHAMNALES)

### СЕМЕЙСТВО КРУШИНОВЫЕ (RHAMNACEAE)

Распространены крушиновые на всех континентах, от тропиков до полярного круга, но наибольшее разнообразие их родов приходится на тропики и субтропики Старого и Нового Света.

В семействе насчитывается 60 родов и свыше 900 видов.

Семейство крушиновых почти исключительно древесные растения с огромным разнообразием форм — от мелких стелющихся и подушковидных кустарничков до крупных деревьев и лиан. И только один небольшой тропический

южноамериканский род *круменария* (Crumenaria) представлен однолетними травами.

Листья крушиновых простые, цельные, зубчатые или цельнокрайние, с параллельно- или дуговидно-перистым жилкованием, но у некоторых родов с пальчатым, с 3, реже 5 базальными жилками. Величина листьев очень различна — от 2,5 мм до 30 см у *ампелозизифуса* (Ampeloziziphus). Но преобладают мелкие и средней величины листья. У ксерофитных коллетиевых (Colletieae, табл. 43) листья развиваются только на молодых побегах и быстро опадают или листья вообще не развиваются и функцию листьев выполняют голые, зеленые, часто уплощенные короткие побеги. Для южноафриканских и австралийских кустарников из трибы жостеровых характерны эрикоидные листья — мелкие, узкие, часто кожистые и с завернутыми краями, и сильно развитое опушение на листьях, молодых побегах, цветках и соцветиях. Для этой группы родов характерны также звездчатые и кустистые волоски. У капского вида *филики пушистой* (Phylica pubescens) цветки и прицветники настолько густо покрыты длинными волосками, что соцветие напоминают пушистые султаны.

Листья могут быть и опадающими, и вечнозелеными даже у видов одного рода. Листорасположение супротивное или очередное: у коллетиевых и листья, и ветви всегда накрест супротивные, у вентилаговых (Ventilagineae) и гоуаниевых (Gouanieae) они всегда очередные, а у жостеровых (Rhamneae) и зизифовых (Zizipheae) могут быть и супротивными, и очередными, иногда даже в пределах одного и того же рода. У жостеровых листья всегда (за исключением одного рода филика) с прилистниками, мелкими и свободными, редко срастающимися попарно.

Очень многие виды вооружены колючками и парными шипами, и те и другие — превращенные верхушечные, пазушные или придаточные побеги. Очень крепкие и острые парные шипы при основании листьев — особенность видов *держидерева* (Paliurus) и *зизифуса* (Ziziphus). Эти растения чрезвычайно цепки, т. е. один из пары шипов загнут книзу, а другой направлен косо вверх. Отсюда и возникло название рода — держидерево; из зарослей этого ксерофильного кустарника трудно выбраться невредимым. Коллетиевым, трибе южноамериканских ксерофильных кустарников, свойственны накрест расположенные крепкие колючки и растения, большей частью слабо облиственные или совсем безлистные, голые, имеют весьма своеобразный облик (рис. 177). Эти и подобные им виды жостеровых широко использует местное население для создания живых изгородей, абсолютно непроходимых для скота. Сильное развитие колючек и шипов связано с приспособлением к сухости: все колючие жостеровые — ксерофиты. У коллетиевых и у некоторых родов из других триб листья развиваются только на молодых растениях и на молодых побегах, зато сами побеги зеленые, ассимилирующие — этим во много раз сокращается испаряющая поверхность. У некоторых видов из единственного в семействе травянистого рода круменария листья вообще не развиваются, а стебли и ветви напоминают камыш. Цветки у таких растений появляются прямо на голых ветвях и стеблях (табл. 43).

В родах зизифус, *берхемия* (Berchemia), *вентилаго* (Ventilago), *смитея* (Smythea) есть лазящие и вьющиеся лианы, иногда очень крупные, достигающие в длину 30 м, а среди родов трибы гоуаниевых — лианы, цепляющиеся с помощью усиков. Усики эти аналогичны по происхождению таковым у семейства виноградовых — из трансформированных соцветий, и это подчеркивает близкое родство семейств крушиновых и виноградовых. Особенно большое сходство с виноградовыми, в том числе и габитуальное, наблюдается у представителей трибы гоуаниевых, но листья у них всегда цельные, а плоды сухие, крылатые.

Цветки у крушиновых мелкие и большей частью малозаметные, невзрачные, желто-зеленые или беловатые, в небольших пазушных полузонтиках, щитках или пучках, редко одиночные. Только у североамериканского рода *цеанотус* (Ceanothus) цветки синие, розовые или белые и собраны в крупные, конечные, кистевидно-метельчатые, красивые соцветия, и поэтому многие виды его введены в культуру, из них выведены многочисленные садовые разновидности и сорта, и они широко распространены как декоративные кустарники не только в Северной Америке, но и в Европе и других странах. Цветки актиноморфные, 5-, реже 4-членные, обоеполые, реже полигамные или двудомные, как, например, у *жостера слабительного* (R. cathartica). Тычинки всегда противостоят лепесткам, которые имеют ложковидную форму и, по крайней мере вначале, охватывают тычинки (см. рис. 177). Редко у однополых цветков лепестки редуцированы или совсем отсутствуют. Цветоложе обычно хорошо развито.

Завязь бывает и верхней, и нижней, и полунижней, свободной или сросшейся с цветоложем, при этом всегда имеется нектарный диск, выстилающий цветоложе или покрывающий завязь; крушиновые — насекомоопыляемые растения. Завязь 3- или 2-гнездная, редко 4-гнездная (у некоторых видов жостера) или одногнездная, с одним семязачатком в каждом

Рис. 177. Крушиновые.

Унаби (Ziziphus jujuba): *1* — ветвь с цветками; *2* — цветок (вид сверху); *3* — цветок (вид сбоку); *4* — плод. Держидерево колючее (Paliurus spina-christi): *5* — ветвь с плодами; *6* — ветвь с цветками; *7* — плод в разрезе.

Рис. 178. Конфетное дерево (Hovenia dulcis):
*1* — ветвь с плодами; *2* — соцветие; *3* — цветок; *4* — плод.

гнезде; соответственно столбик с простым или 3-раздельным рыльцем.

Плод у крушиновых большей частью сухой, распадающийся на 2—3 растрескивающихся или замкнутых ореха, или цельный, нераспадающийся, или же сочный, ягодовидный со свободно лежащими в мякоти семенами, или костянковидный с каменистой 1—3-семянной косточкой. Сухие плоды могут иметь крыловидные придатки в виде языковидного верхушечного крыла или продольных (комиссуральны) ребер-крыльев. Семена с крупными семядолями, слабо развитым эндоспермом или без него. Оригинален плод у держидерева (Paliurus): сухая кубаревидная костянка опоясана широким и тонким сплошным дисковидным крылом и подвешена в центре на тонкой плодоножке (см. рис. 177). Такие и другой формы крылатые плоды, естественно, приспособлены для рассеивания ветром. Сочные плоды крушиновых распространяются чаще всего птицами — их косточки невредимыми проходят через кишечник животного. Наиболее крупные сочные костянки у двух видов зизифуса — *зизифуса мавританского* (Z. mauritiana) и *зизифуса настоящего*, или *унаби* (Z. jujuba). Они очень сладкие, съедобные, и виды эти окультурены. Своеобразно приспособление для распространения плодов у *конфетного дерева* (Hovenia dulcis): перед созреванием плодов их плодоножки сильно утолщаются, становятся сочными, мясистыми, окрашиваются в желтый или оранжевый цвет и легко отламываются вместе с сухим плодом (рис. 178). Ярко окрашенные и сахаристые плодоножки привлекают птиц и мелких лазящих животных и вместе с плодами разносятся ими. Они очень сладкие и душистые, съедобные, их едят в свежем и вяленом виде в Японии, Китае, Корее, Индии и странах Юго-Восточной Азии, где конфетное дерево широко распространено в культуре. Само дерево очень декоративно и культивируется как орнаментальное растение в парках и уличных посадках.

Сухие нераскрывающиеся плоды многих крушиновых легкие, плавучие и распространяются водой. Некоторые растрескивающиеся плоды механически, с силой выбрасывают семена, внезапно вскрываясь при высыхании перикарпия еще на самом растении, как, например, у *колубрины* (Colubrina).

По устройству плода и отчасти особенностям вегетативных органов семейство крушиновых довольно естественно разделяется на 5 триб. Самая крупная из триб, охватывающая более половины всех известных видов (около 560) и 24 рода, наименее специализированная — это собственно крушиновые, или жостеровые. Она имеет ареал, почти совпадающий с ареа-

лом всего семейства, исключая внетропическую Южную Америку. Особенно обильно эта триба представлена в Юго-Восточной Азии, Северной Америке (Западной), Австралии и Капской области Африки. Виды этой трибы отличаются бескрылыми, мягкостенными косточками (кожистыми или перепончатыми), сухими распадающимися или сочными ягодовидными плодами. Типичным и самым крупным родом ее является *жостер* (Rhamnus, до 150 видов) с огромным ареалом. К жостеру очень близок род *крушина* (Frangula), насчитывающий около 50 видов.

Вторая крупная триба с 230 видами и 20 родами — зизифовые (Zizipheae). Они распространены также очень широко. Особенно богаты зизифовыми Южная и Юго-Восточная Азия. Представителям этой трибы присущи плоды с каменистой, 1—4-гнездной косточкой, сочные или сухие.

Три другие трибы гораздо более малочисленные и с менее широким распространением.

В трибе гоуаниевых (Gouanieae), ограниченной узкой полосой тропиков, 82 вида и 5 родов. Это обычно лазящие с помощью усиков лианы с трехкрылыми (реже 2- или 4) сухими плодами.

Триба вентилаговых (Ventilagineae) содержит всего 2 рода с 47 видами. Распространена в палеотропическом царстве от Западной Африки до Филиппин и в Восточной Австралии. Отличается сухими нераскрывающимися плодами с узким верхушечным крылом.

И наконец, самая своеобразная триба — коллетиевые (Colletieae), насчитывающая 7 родов и 39 видов. Это страшно колючие, жесткие, ксерофильные кустарники с накрест супротивными, часто зелеными ветвями и мелкими, быстро опадающими листьями, сухими или даже каменистыми плодами без придатков. Только этой трибе свойственны сериальные побеги. Распространены преимущественно во внетропической Южной Америке, Юго-Восточной Австралии, Тасмании и Новой Зеландии.

Крушиновые обычно не играют выдающейся роли в сложении растительного покрова. Это преимущественно обитатели опушек и нижних ярусов светлых лесов, прибрежных зарослей и галерейных лесов, ксерофитных редколесий и кустарниковых зарослей — австралийского скрэба и африканского буша, южноамериканской эспинали, средиземноморских маквиса и шибляка, калифорнийской чапарали. В последних они нередко являются важнейшими компонентами и даже эдификаторами. Так, *держидерево колючее* (Paliurus spina-christi) нередко образует чистые непроходимые заросли (на Кавказе также входит в состав шибляка). Такую же роль играют в Средней Азии и Закавказье унаби и другие виды этого рода в странах Средиземноморья. *Жостер вечнозеленый* (Rhamnus alaternus) — непременный и определяющий элемент маквиса, а его американский двойник *жостер шафранный* (R. crocea) — калифорнийской чапарали. Подобные позиции занимают виды коллетии и близких родов в андской эспинали, виды филики, *спиридиума* (Spyridium), *помадерриса* (Pomaderris) и других родов в южноафриканском буше и австралийском скрэбе.

Экономическое значение крушиновых невелико. Из числа полезных растений этого семейства следует прежде всего назвать зизифус. Два вида этого рода — *зизифус настоящий* (Z. jujuba) и *зизифус мавританский* (Z. mauritiana) — имеют довольно крупные сочные костянки, с очень сладкой, вкусной и питательной мякотью. Они давно введены к культуру и широко распространены в странах Средиземноморья и Восточной Азии. Известно около 400 сортов, выведенных из этих видов, и плоды их, очень разнообразные по форме, окраске, содержанию сахара, вкусовым особенностям, используются в свежем и сухом виде.

До появления и распространения анилиновых красок многие виды жостера и некоторые виды крушины широко применялись как превосходные натуральные стойкие красители в текстильной, бумажной и кожевенной мануфактуре, а также в живописи. Сушеные плоды различных местных видов жостера пользовались большим спросом и были предметом международной торговли. Особенной славой пользовалась китайская зелень, или локао—краска, получаемая из коры двух восточноазиатских видов — *жостера полезного* (R. utilis) и *жостера шаровидного* (R. globosa), которую применяли для окраски шелковых тканей. Многие виды крушиновых доставляют очень красивую и прочную поделочную древесину (для мебели, мелких столярных, товарных и резных изделий). В частности, древесина жостера слабительного имеет очень красивый, лимонно-желтый цвет и структуру и известна как волосное дерево в столярном производстве, а конфетное дерево дает ценную древесину для музыкальных инструментов и мебели.

### СЕМЕЙСТВО ВИНОГРАДОВЫЕ (VITACEAE)

В семействе насчитывается 12 родов и около 700 видов, произрастающих в умеренной, субтропической и тропической зонах обоих полушарий. Наиболее крупным родом является род *циссус* (Cissus) с его более чем 350 видами.

Виноградовые — невысокие деревья, прямостоячие кустарники или чаще деревянистые лианы. Листья у них обычно очередные, очень редко супротивные, очень разнообразные по

форме, чаще 3—5-пальчатораздельные или лопастные, реже перисто- или пальчатосложные, тройчатые или дважды тройчатые или, наконец, простые. Иногда у близкородственных видов имеются самые разнообразные листья, а подчас даже на одном и том же растении можно найти листья простые (в нижней части стеблей) и раздельные (выше расположенные). Цветки обычно в верхоцветных соцветиях, обычно мелкие, зеленоватые, очень редко красноватые или золотисто-желтые, актиноморфные, обоеполые, полигамно-двудомные или двудомные, 5- или 4-членные. Чашечка, как правило, развитая слабо, иногда редуцированная до кальцевого утолщения при основании венчика. Лепестки в числе (3)5 (6—7), свободные или сросшиеся основаниями в трубку или верхушками. В последнем случае лепестки опадают целиком в виде колпачка, подпирающегося снизу выпрямляющимися тычинками. При основании завязи часто развивается железистый нектарный диск. Тычинок (3)4—5, прикрепленных к основанию нектарного диска. Гинецей из 2 плодолистиков; столбик простой, обычно с дисковидным или головчатым, реже 4-лопастным или 4-раздельным рыльцем; завязь верхняя или более или менее сросшаяся с диском, 2-гнездная, с 1—2 семязачатками в каждом гнезде. Плод — мясистая (или почти сухая) ягода с 1—4 семенами, с твердой оболочкой; семена с маленьким зародышем, окруженным обильным и часто руминированным эндоспермом.

Бóльшая часть виноградовых является обитателями влажных и теплых, в особенности девственных лесов, где они нередко составляют значительную часть так называемой лиановой флоры. Впрочем, в тропической зоне некоторые представители интересующего нас семейства заходят высоко в горы. Так, *девичий виноград гималайский* (Parthenocissus himalayana) растет в Сиккиме (Восточные Гималаи) на высоте 3300 м. С другой стороны, имеются виды, связанные с засушливыми областями (степями, саваннами и даже пустынями) Южной Африки и Южной Америки.

Заслуживают внимания видоизменения корней, именно развитие воздушных корней у некоторых представителей виноградовых. Так, у *циссуса гонгилоидного* (Cissus gongylodes) воздушные корни бывают цилиндрические, гладкие, красные, неветвящиеся, достигающие в длину нескольких метров; а у *циссуса четырехгранного* (C. quadrangula) части воздушных корней, погруженные в землю, развивают корневые клубни, достигающие в диаметре 20 мм и более, что можно поставить в связь с засушливым климатом в местах произрастания этих видов. Воздушные корни развиваются из узлов стебля, с их обращенной вниз стороны; достигнув земли, они внедряются в нее, но растут там уже медленнее. На корнях некоторых виноградовых в Малезии нередко паразитирует знаменитая раффлезия Арнольда (Rafflesia arnoldii).

Биология цветения изучена лишь у немногих видов умеренной зоны; у растений южных зон (тропической и субтропической) она изучена очень слабо, а во многих случаях остается еще неизвестной. Тем не менее установлено, что у виноградовых наблюдается опыление с помощью насекомых и ветра. У ряда сортов культурного винограда, где опыление цветков изучено довольно подробно, установлены случаи самоопыления, иногда даже при нераскрывающихся цветках (клейстогамия).

Наши представления о растениях данного семейства чаще всего ассоциируются с таким широко известным растением, как виноград, насчитывающим 60—70 видов, распространенных в северном полушарии. Виды винограда представляют собой лианы с простыми, зубчатыми до лопастных (иногда рассеченных) листьями, снабженные завивающимися вокруг опоры усиками (видоизмененными соцветиями) и сочными ягодами. Иногда, как это наблюдается у ряда видов рода *партеноциссус* (Parthenocissus, рис. 179), окончания разветвлений усиков бывают дисковидно расширены и исполняют роль присосков, с помощью которых растение может взбираться даже на гладкие отвесные скалы, стены и т. п. Однако среди виноградовых имеются виды и с прямостоячими стеблями, лишенные усиков и даже листьев. В последнем случае растение бывает или вовсе лишено листьев, или они появляются на короткое время и то в виде мелких, малозаметных чешуек. В таких случаях функции ассимиляции берут на себя стебли, которые остаются зелеными, а иногда даже являются мясистыми, ремневидными или кактусовидными. Это наблюдается, например, у видов циссуса, произрастающих в африканских саваннах, таких, как *циссус кактусовидный* (C. cactiformis), *циссус четырехгранный*, или растущий на острове Сокотра *циссус малолистный* (C. subaphylla). Некоторые суккулентные виды того же вида, встречающиеся в Юго-Западной Африке, имеют утолщенные, мясистые стволы (высотой до 4 м) и ветви и несут листья только на тонких конечностях-побегах, на которых развиваются и соцветия. Тотчас после плодоношения листья отмирают и опадают, и растение переносит сухой период в виде ствола, одетого пергаментовидной корой. Не менее удивительны такие виды, как *циссус юты* (C. juttae), *циссус Байнеза* (C. bainesii) и другие, сохраняющие запас воды в их утолщенных и мясистых шаровидных стволиках. Высшей сте-

Рис. 179. Виноградовые.

Виноград Изабелла (Vitis labrusca): *1* — ветвь с соцветием; *2* — бутон; *3* — мужской цветок; *4* — женский цветок. Девичий виноград триостренный (Parthenocissus tricuspidata): *5* — ветвь с листом и усиком, заканчивающимся присосками. Циссус Куррора (Cissus currori): *6* — общий вид растения; *7* — веточка полузонтика с цветком и бутоном.

пенью приспособления к засушливым условиям достигают виды *роициссуса* (например, Rhoicissus capensis), подземный стволик которого превращается в водозапасающий клубень.

Из всех виноградовых наибольшее значение в жизни человека имеет виноград. Это одно из самых древних используемых растений, остатки которого археологи обнаруживают во многих местах в Западной Азии и в Европе. При раскопках в Израиле были обнаружены семена винограда, относящиеся к бронзовому веку. Семена винограда обнаружили также в в свайных постройках. К 5000 г. до н. э. или раньше культурный виноград мигрировал через Малую Азию в Сирию и Палестину. В Западной Азии и в Восточном Средиземноморье разведение винограда неотделимо от первых дней истории населения этих стран. В Месопотамии, Ассирии, Вавилоне оно известно за 3500 лет до н. э., в Армении — более чем за 2000 лет. В настоящее время культура винограда распространена повсеместно.

Свежие ягоды различных американских видов винограда использовались североамериканскими индейцами, а из ягод *винограда аризонского* (V. arizonica) даже делали изюм. В XVI в. европейские поселенцы, обосновавшиеся в Северной Америке, были поражены обилием диких виноградных лоз, а также вином, изготовляемым индейцами. Однако *культурный виноград* (V. vinifera, табл. 44) возник, конечно, в Старом Свете, и его происхождение связано исключительно с дикорастущими видами, обитающими в Евразии. Но с какими именно? Уже давно было высказано предположение, что культурный виноград возник от дикорастущего *лесного винограда* (V. sylvestris), распространенного в Западной Европе, на Кавказе и в Малой Азии. Однако некоторые ботаники, как, например, С. И. Коржинский (1910), считают, что культурный виноград произошел не от одного, а от нескольких дикорастущих видов. Этот вопрос нельзя считать вполне решенным.

Некоторые дикие виды винограда имеют немаловажное практическое значение. Здесь необходимо упомянуть о том, что именно дикие американские лозы, будучи использованы в качестве подвоев для культурных сортов винограда, спасли виноградарство Европы от уничтожения филлоксерой. В СССР в практике широко используется дикий *амурский виноград* (Vitis amurensis) в целях селекции и для гибридизации с культурными сортами винограда и для изготовления вина. Дикий виноград Средней Азии и Кавказа с незапамятных времен служил источником получения выдающихся сортов винограда методами народной селекции. Виды винограда и других виноградовых используются, кроме того, как декоративные растения, а дикие виды — для целей горной лесомелиорации.

# ПОРЯДОК ЛОХОВЫЕ (ELAEAGNALES)

## СЕМЕЙСТВО ЛОХОВЫЕ (ELAEAGNACEAE)

В семействе лоховые всего 3 рода и около 55 видов, распространенных в Европе, Азии и Северной Америке. Лоховые — деревья и кустарники с характерным опушением из щитковидных чешуек или звездчатых волосков. Листья у них очередные или иногда супротивные, как у *шефердии* (Shepherdia), на коротких черешках, цельные и цельнокрайние, вечнозеленые или опадающие. Для всех трех родов характерно наличие корневых клубеньков с азотфиксирующими бактериями, благодаря чему лоховые могут произрастать также на очень бедных почвах.

Цветки лоховых пазушные, одиночные, в немногоцветковых пучках или в коротких кистях. У *лоха* (Elaeagnus) цветки обоеполые или полигамные (обоеполые и мужские), а у остальных двух родов двудомные, очень редко обоеполые. Околоцветник представлен только чашечкой, которая у обоеполых и женских цветков более или менее трубчатая, а у мужских цветков чашеобразная или почти плоская. Чашечка обычно 4-лопастная, но у *облепихи* (Hippophaë) 2-лопастная. Тычинок обычно 4, но у шефердии 8; нити тычинок очень короткие, прикрепленные к зеву трубки чашечки. Обычно внутри трубки чашечки имеется хорошо развитый диск в виде железистых выростов, чередующихся с тычинками; у облепихи диск имеется только в мужских цветках. Одноплодолистиковый гинецей с длинным нитевидным столбиком, который заканчивается головчатым рыльцем. Плод лоховых — орешек, заключенный в остающуюся и разросшуюся мясистую трубку чашечки. Это образование очень похоже на костянку, но ботаники считают правильным называть его ложной костянкой. Семя с прямым зародышем и без эндосперма или со слабо развитым эндоспермом.

Цветки лоха и шефердии опыляются насекомыми, но у облепихи они, по всей вероятности, ветроопыляемые. К сожалению, биология опыления лоховых почти не изучена. Что же касается распространения плодов, то оно производится птицами, а у лоха также, возможно, млекопитающими. Плоды облепихи распространяются как птицами, так иногда водой (реки, селевые потоки).

Самый крупный в семействе род — лох (Elaeagnus), насчитывающий около 50 видов. Несколько видов лоха встречается в Южной Европе, Западной и Средней Азии и в Северной Америке. Но большинство видов распространено в Восточной и особенно в Юго-Восточной Азии. Один азиатский вид лоха доходит до Северо-Восточного Квинсленда. Виды лоха — небольшие деревья и кустарники, листопадные или чаще вечнозеленые, нередко с колючками (редуцированные и видоизмененные веточки). Вечнозеленые виды имеют кожистые листья, обычно цветут осенью и плодоносят весной. Листья у листопадных видов не бывают кожистыми, цветут они весной и плодоносят осенью. Цветки пазушные, одиночные или в пучках, душистые. Чашечка колокольчатая или цилиндрическая, снаружи серебристая, с внутренней стороны желтая или белая. Ложные костянки мучнистые, большей частью съедобные. В СССР 5 видов, произрастающих на Кавказе и в Средней Азии. Наиболее известный вид — *лох узколистный* (E. angustifolia, табл. 44). Это невысокое, колючее дерево с серебристыми листьями и искривленным стволом. Самые молодые веточки, а также листья, цветки и плоды более или менее серебристые от щитковидных чешуй и звездчатых волосков. Лох узколистный, как и близкие к нему виды, обладает удивительной способностью резко сокращать интенсивность транспирации и повышает ее в зависимости от наличия влаги. В то же время в благоприятных условиях водного режима по интенсивности транспирации он превышает такие влаголюбивые древесные породы, как береза и ольха серая. Жароустойчивость лоха поразительна, даже ткани молодых листьев весной повреждаются лишь при +40—45 °С, а летом только при +55—60 °С! Лох узколистный и близкие к нему среднеазиатские виды отличаются значительной солеустойчивостью, хорошо растут на солончаковых почвах и лишь на злостных солончаках отмирают.

Одной из замечательных особенностей лоха является его способность выделять камедь. Она выделяется в трещинах коры, на месте обломанных или поврежденных ветвей, на пнях и даже в форме мелких капелек около опавших листьев. Образование камеди зависит от возраста дерева и от экологических условий (увлажнение, засоление почвы). В местах обеспеченного увлажнения (например, в тугаях) камедь не образуется или ее образуется очень мало. Наоборот, в условиях ухудшенного увлажнения камеди образуется много. Наконец, камедеобразование имеет и сезонный характер: оно достигает своего максимума в самые жаркие месяцы — в июле и в августе. Камедь лоха служит для изготовления высококачественных лаков, используемых для получения художественных красок, клея. Кроме того, ее широко применяют в текстильной промышленности для сгущения красок.

Наилучшим местообитанием для лоха являются тугаи, т. е. долины южных рек. Прекрасные лоховые тугаи (в настоящее время значительно уже сведенные в связи с распашкой) можно было встретить, например, по Амударье. В таком лесу листья, ветви, веточки — все белое от густого серебристого опушения. На белом фоне леса там и сям порхают птицы, в их числе фазаны, для которых колючий лоховый лес является одной из излюбленных стаций. Здесь они находят хорошую защиту от хищников, а плоды лоха — одно из любимых блюд этой птицы. Но не только птицы, многие другие животные, в том числе рептилии также живут в лоховом лесу или часто посещают его. В лоховых тугаях по Амударье нередко можно встретить и тигра.

Лох узколистный является одним из самых желательных компонентов насаждений, закрепляющих берега рек, дамб и каналов, а также железнодорожных и полевых защитных лесополос. Этому сопутствует и легкость размножения лоха с помощью корневых отпрысков (которые обильно развивает это растение), черенков и даже просто кольев (наподобие того, как это имеет место у ив). Размножается лох и путем выращивания из семян. Колючие формы лоха рекомендуются для устройства живых изгородей. Своеобразная серебристая листва лоха делает его особо оригинальным и ценным растением садов и парков. Цветки лоха обладают сильным ароматом, что привлекает массу насекомых, в том числе и пчел, собирающих нектарные выделения цветков. Лоховый мед отличается особым вкусом и ароматом. Плоды лоха (точнее, ложные костянки) употребляет в пищу население южных районов СССР, стран Западной Азии и других в сыром и сушеном виде, а также в виде муки, которую употребляют для производства ряда кондитерских изделий. Не меньшее значение плоды лоха имеют как лекарство, издавна применяющееся на юге как закрепляющее средство при расстройствах желудочно-кишечного характера. Плоды лоха могут быть также использованы для получения спирта, танина и некоторых других веществ.

Из коры и листьев лоха получают черную и коричневую краску, а из цветков — эфирное коричневое масло, обладающее сильным пряным запахом. Листья лоха (как и плоды) богаты дубильными веществами. У лоха найден алкалоид элеагнин. Древесина лоха славится стойкостью в воде, и часто ее употребляют для постройки деревянных мостов, как об этом писал Н. И. Вавилов (1929), изучавший лох в Афганистане.

Кроме лоха узколистного в качестве плодовых растений в Китае, Японии и Корее культивируются также *лох многоцветковый* (E. multiflora) и некоторые другие виды.

Целый ряд видов лоха культивируется в качестве декоративных растений.

*Облепиха* (Hippophaë) включает всего 3 вида, распространенных в Европе и в умеренных областях Азии. Это небольшие деревца или кустарники с колючими ветвями и узкими опадающими, опушенными листьями. Цветки облепихи двудомные, мелкие, с двулопастной чашечкой, в коротких пазушных кистях, развивающихся на прошлогодних побегах. Ось женского соцветия обычно продолжает расти и превращается в побег или в колючку. Плоды небольшие, желтые, оранжевые или красноватые, а «косточка» (точнее, орешек) темно-коричневая, иногда почти черная, блестящая, с продольной бороздкой на одной стороне.

Наиболее широко распространенным видом облепихи является *облепиха крушиновая* (H. rhamnoides), ареал которой простирается от Западной Европы до Китая. Это очень полиморфный вид, который, согласно А. Роузи (1971), состоит из 8 географически обособленных подвидов. Цветет облепиха в апреле — мае. Цветки ее, в отличие от цветков лоха, лишены запаха.

В умеренной зоне северного полушария трудно найти какое-либо другое древесное растение, которое обладало бы столь разнообразными формами практического использования, как облепиха. Пожалуй, с этой стороны ее можно сравнить только с грецким орехом. Листья облепихи содержат физиологически активные вещества. Древние греки лечили больных лошадей, скармливая им листья облепихи. В результате такого лечения лошадь поправлялась, а шерсть становилась гладкой, как бы лоснящейся, отчего облепиха и получила свое название (от лат. Hippos — лошадь, phao — светить, сиять). Во Франции листья облепихи скармливают больным овцам. Настой из облепиховой коры применяют как средство против дизентерии, а отвар из семян — как легкое слабительное. Отвар из плодов в Сибири издавна употребляют для лечения некоторых кожных болезней. Плоды ряда форм облепихи обладают особым приятным ароматом, напоминающим запах ананаса.

Из плодов приготавливают разнообразные пищевые продукты (соки, кисели, варенье, желе и другое), а также напитки (наливки, ликеры, настойки). Облепиха в наше время даст важное сырье для виноделия в Сибири. Облепиховое вино отличается красивым золотистым цветом и ароматом и обычно содержит около 17% спирта. В плодах облепихи содержится целый комплекс витаминов (в частности, C, $B_1$, $B_2$, E, P) и органические кислоты (ли-

монная, яблочная). Важно также отметить наличие в плодах облепихи каротина, который способствует укреплению зрения. Облепиха более богата каротином, чем многие другие плоды и овощи умеренной зоны (как, например, морковь, тыква). Но особое значение в медицине имеет облепиховое масло, добываемое из ее орешков. Плоды облепихи обычно кислые, но у сладкоплодных форм они вполне пригодны для употребления в свежем виде.

Следует, наконец, отметить значение облепихи как растения декоративного — серебристые кусты облепихи с ярко окрашенными плодами представляют явление замечательное.

Другой вид облепихи — *облепиха иволистная* (H. salicifolia) — представляет собой дерево высотой 5—11 м или кустарник с довольно длинными и широкими листьями, сверху зелеными, снизу войлочными. Листья употребляются в Бутане как заменитель чая. Распространено это растение на южных склонах Гималаев, на приречных песках и галечниках. Шероховатая кора облепихи иволистной часто служит местом обитания эпифитов, в особенности папоротников. Наконец, *облепиха тибетская* (H. tibetana) — приземистый, колючий кустарник с толстым извилистым узловатым стволиком и короткими листьями, опушенными с обеих сторон и собранными в мутовки по 3. Тибетская облепиха растет в долинах рек, в высокогорьях Гималаев, откуда она заходит в некоторые провинции Китая. Плоды облепихи тибетской съедобны, их использует также местное население как лекарственное средство при желудочных заболеваниях. Тибетская облепиха исключительно вынослива, она заходит вверх почти до границы растительной жизни и с этой стороны заслуживает большого внимания селекционеров.

Третий род семейства лоховые — *шефердия* (Shepherdia), заключающий всего 3 рода, распространен в Северной Америке от Аляски и Ньюфаундленда до Северной Мексики. Это кустарники с супротивными листьями, серебристо опушенными снизу или с обеих поверхностей и с овальными или яйцевидными плодами длиной 5—8 м. Растет шефердия по берегам рек. Она представляет известный интерес с практической стороны. Помимо съедобных плодов один из видов — *шефердия канадская* (S. canadensis) — лишен колючек. Кроме того, шефердия дает отличную приживаемость при прививке на облепиху.

## ПОРЯДОК ПРОТЕЙНЫЕ (PROTEALES)

### СЕМЕЙСТВО ПРОТЕЙНЫЕ (PROTEACEAE)

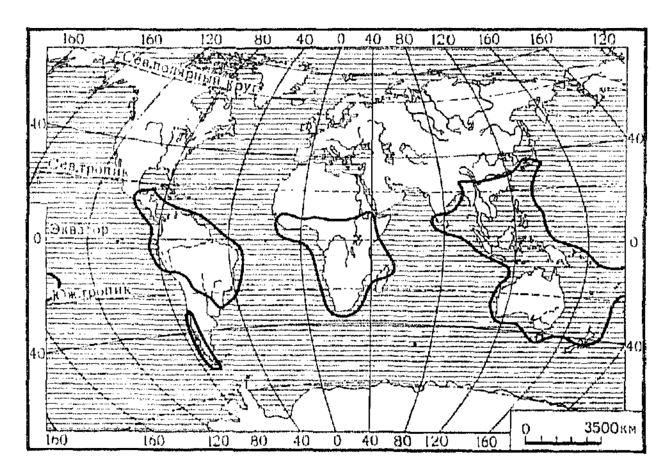
Семейство протейных, насчитывающее более 70 родов и, вероятно, не менее 1400 видов, распространено главным образом в южном полушарии. Наибольшая концентрация протейных наблюдается в Южной Африке (преимущественно в Капском флористическом царстве), где встречается 14 родов и почти 400 видов, и особенно в Австралии вместе с Тасманией (45 родов и около 800 видов). Однако ареал семейства гораздо шире и охватывает тропическую Африку от Эфиопии на севере, Мадагаскар, Южную Индию и остров Шри-Ланка, Восточную и Юго-Восточную Азию, Новую Гвинею, Новую Каледонию, Новую Зеландию и многие острова Тихого океана (карта 13). Из всех протейных дальше всех на север заходят некоторые виды рода *хелиция* (Helicia, рис. 180), ареал которого простирается от Индокитая и Тайваня до Японии (остров Хонсю).

Очень велика роль протейных в растительном мире Капского флористического царства, где они поражают множеством форм, разнообразием листьев и исключительной красотой соцветий. Наиболее характерны виды *левкадендрона* (Leucadendron) и *протеи* (Protea, табл.45). Значительно меньшую роль играют протейные в тропической Африке, но и здесь они местами принимают заметное участие в растительности, например в Северной Гвинее. Довольно заметную роль играют протейные на Мадагаскаре. Но наиболее характерны они для растительного мира Австралии, особенно для Юго-Западной Австралии, Квинсленда, Нового Южного Уэльса и Тасмании. Здесь бросаются в глаза многочисленные виды *гревиллеи* (Grevillea), виды эндемичного рода *банксия* (Banksia, табл. 46, рис. 181) и многие другие. В Юго-Западной Австралии обычны виды эндемичного рода *дриандра* (Dryandra, рис. 182), так же как виды австралийско-тасманийского рода *хакея* (Hakea, табл. 46 и 47). Значительна роль протейных также в растительном мире Новой Каледонии. Что касается Азии и Америки, то протейные играют там менее заметную роль.

Протейные чаще всего кустарники и кустарнички, реже деревья, иногда очень высокие. Есть среди них также полукустарники и даже корневищные травы. Для многих протейных характерна жестколистность. Нередки среди них относительно мелколистные формы. Весь облик большинства протейных говорит о при-

способлении к временной сухости муссонного климата и к бедным почвам. Как у южноафриканских, так и у австралийских протейных часто имеются так называемые лигнотуберусы — деревянистые подземные запасающие органы стеблевого происхождения. Однако в дождевых лесах встречаются деревья и с более или менее мезоморфными листьями. Протейные ясно выраженного жестколистного характера чаще всего кустарники, но бывают среди них и деревья высотой от 6 до 20 м. Очень многие типично жестколистные виды произрастают на почвах, бедных питательными веществами, особенно фосфором. Листья протейных характеризуются исключительно широким размахом изменчивости как размеров, формы и строения, так и типов жилкования. Не случайно Линней назвал род протея именем Протея, который, согласно древнегреческому мифу, мог по желанию обрести любую форму и любой образ.

Цветки протейных обычно в различного рода бокоцветных соцветиях: кистях, зонтиках, колосьях или головках (простых или сложных), редко одиночные в пазухах листьев (результат редукции соцветия). Очень характерна ясно выраженная в семействе тенденция к образованию головчатых соцветий, часто внешне удивительно напоминающих соцветия многих сложноцветных. Головчатые соцветия возникают независимо у разных представителей семейства. Особенно характерны такие соцветия для рода протея в Южной и тропической Африке и родов *телопеа* (Telopea), дриандра и других в Австралии. Цветки протейных актиноморфные или более или менее зигоморфные, обычно обоеполые, но иногда однополые и у некоторых родов, как, например, у левкадендрона, двудомные. Околоцветник представлен венчиковидной, обычно сростнолистной, 4-членной чашечкой. Интересно, что в бутоне чашечка обычно трубчатая, но при распускании цветка чашелистики более или менее отделяются друг от друга и в той или иной степени загибаются книзу, а иногда закручиваются. Что касается венчика, то он редуцирован, хотя у разных родов в неодинаковой степени. Вместо нормально развитого венчика в цветке обычно имеется более или менее развитый 4-членный подпестичный круг желёзок или чешуек или же чашевидный диск, как правило, несущие секреторную функцию. Другими словами, лепестки у протейных в той или иной степени превращены в нектарники. В то время как в актиноморфных цветках можно видеть полный 4-членный круг желёзок, каждая из которых соответствует лепестку, в зигоморфных цветках круг этот неполный: абаксиальные желёзки исчезают и сохраняются только 3 или даже только



Карта 13. Ареал семейства протейных.

2 адаксиальные желёзки. Иногда этот процесс идет дальше, и в цветке не сохраняется никаких следов венчика. У австралийского рода *франкландия* (Franklandia) сохранилось еще определенное сходство с венчиком, но 4 лопасти его сростнолепестного венчика уже функционируют как *нектарники*. В тех случаях, когда лепестки сведены к желёзкам и чешуйкам, эти последние обычно более или менее сросшиеся между собой, что, возможно, свидетельствует о том, что венчик у протейных был сростнолепестный. Тычинок всегда 4, чередующихся с чашелистиками, с широкими нитями, обычно более или менее (иногда почти полностью) приросшими к чашелистикам. Лишь редко нити бывают полностью свободными, как у относительно примитивного монотипного тасманийского рода *беллендена* (Bellendena). Пыльники иногда с ясно выраженным надсвязником, особенно хорошо развиты у монотипного новокаледонского рода *бопреопсис* (Beaupreopsis). Гинецей однoплодолистиковый, но, несмотря на общую довольно высокую специализированность цветка протейных, плодолистик относительно примитивный, еще в сущности кондупликатный. У некоторых родов, имеющих рудиментарный венчик, плодолистик на более ранней стадии своего развития еще не вполне замкнутый и в нижней своей части (в области завязи), а также в районе рыльца еще более или менее открытый. У некоторых протейных свободные брюшные поверхности несут железистые волоски, как это наблюдается у кондупликатных плодолистиков некоторых примитивных цветковых растений. Однако в строении плодолистика протейных ясно выражены также определенные признаки довольно высокой специализации. Столбик нитевидный и прямой или же согнутый, у большинства видов с различной формы косым или боковым рыль-

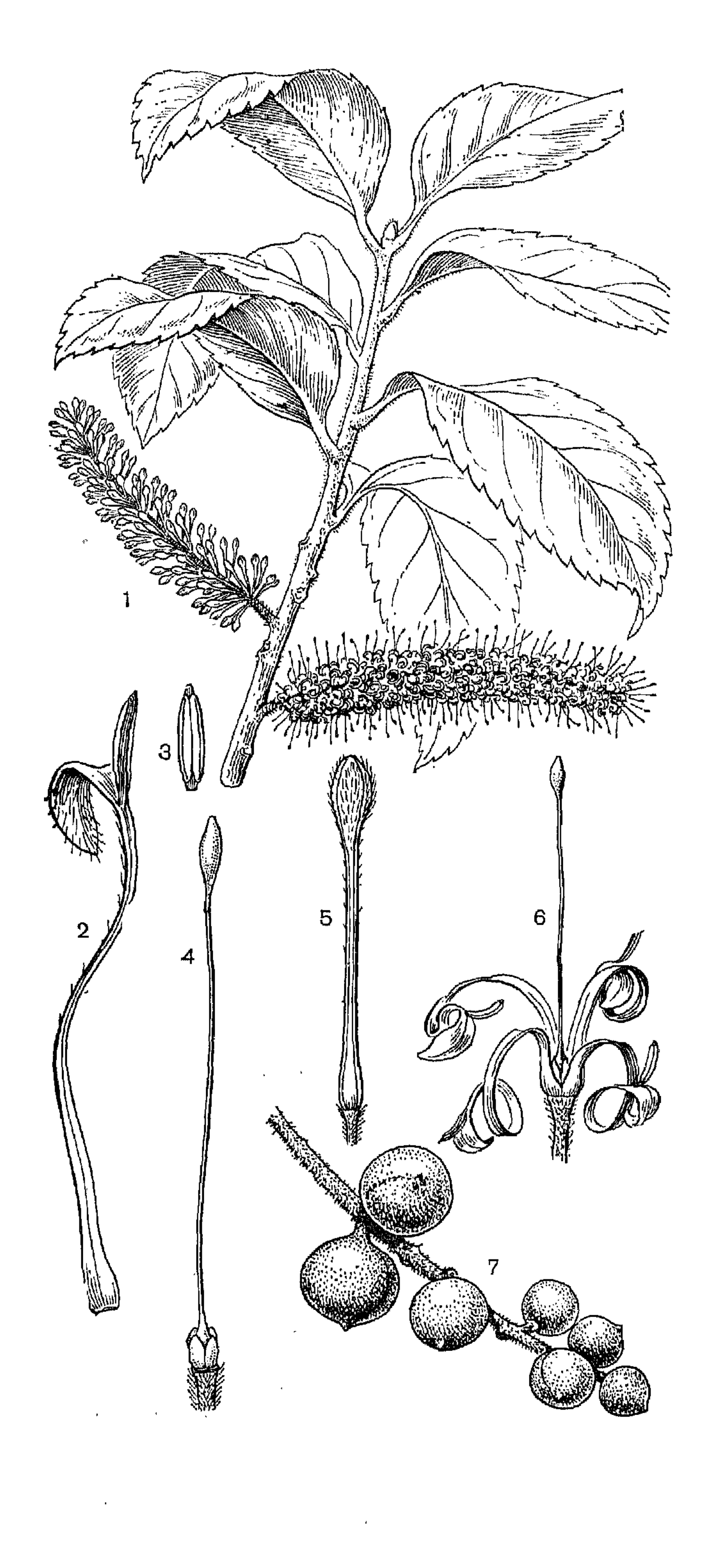



Рис. 180. Хелиция формозанская (Helicia formosana):

*1* — ветвь с соцветиями; *2* — тычинка; *3* — пыльник; *4* — гинецей; *5* — бутон; *6* — цветок; *7* — плоды.

цем. Функционирующая рыльцевая поверхность может быть ограничена маленькой точкой на верхушке столбика или в центре верхушечного диска. У многих протейных с наличием рудиментарного венчика завязь на ножке (гинофоре), что характерно для орнитофильных видов. Семязачатков в каждом плодолистике от одного до многих. Плод — листовка, орешек, крылатка или костянка. За исключением рода беллендена, семена без эндосперма.

Цветки протейных обычно протандричны. Опыление производится различными представителями животного мира — насекомыми, птицами (нектарниками, белоглазками, австралийско-новогвинейскими медососами и родственными им южноафриканскими сахарными птицами и американскими колибри), рукокрылыми (крыланами и летучими мышами) и мелкими нелетающими млекопитающими (грызунами, мелкими сумчатыми из семейства лазящих сумчатых, или кускусов,— Phalangeridae).

У протейных наблюдается довольно большое разнообразие приспособлений к перекрестному опылению, особенно хорошо изученное у австралийских протейных (Р. Каролин, 1968). У некоторых из них механизм опыления относительно простой, как, например, у австралийской *персоонии игольчатой* (Persoonia acerosa), цветки которой посещают главным образом пчелы. В только что раскрывшемся цветке столбик с еще незрелым рыльцем окружен тесно расположенными вокруг него длинными пыльниками, которые вскоре вскрываются продольными щелями. Когда насекомое просовывает свой хоботок между пыльниками и столбиком, часть пыльцы откладывается на хоботке и теле. На следующей женской фазе развития цветка пыльники закручиваются назад, а рыльце становится клейким и готово к восприятию пыльцы. Иной механизм опыления наблюдается у другого австралийского протейного — *изопогона укрополистного* (Isopogon anethifolius). Пыльники изопогона также тесно прижаты к столбику, но, в отличие от персоонии, они открываются еще в бутоне. Непосредственно под пыльниковым каналом на столбике имеется вздутие, преграждающее пыльцу от падения вниз. Затем сегменты околоцветника вместе с прикрепленными к ним тычинками закручиваются назад, оставляя в центре цветка покрытый пыльцой свободно возвышающийся столбик. Таким образом, в отличие не только от персоонии, но и от подавляющего большинства цветковых растений, подача пыльцы опылителю осуществляется не самими пыльниками, а через посредство столбика. Эту же модель, но в более или менее видоизмененной форме, мы находим и у целого ряда других родов протейных. Так, у австралийского рода *ламбер-*

*тия* (Lambertia) пыльца откладывается в бутоне на клейкой верхней части столбика. У другого австралийского протейного — *петрофилы окрашенной* (Petrophila fucifolia) — оседанию пыльцы на столбике способствуют покрывающие ее короткие волоски, представляющие собой, таким образом, аналог «пыльцеснимателя» колокольчиковых (см. ниже, семейство колокольчиковых). У всех этих растений рыльце созревает и бывает готово к восприятию пыльцы лишь после окончания мужской фазы, когда бо́льшая часть пыльцы уже выгружена опылителями или засохла.

У гревиллеи, хакеи, телопеи, ломатии и некоторых других родов механизм опыления несколько иной. Верхушка столбика у них уплощена и расширена в форме прямого, косого или бокового диска, в центре которого в виде маленькой выпуклости расположено рыльце. Пыльники вскрываются в бутоне, и пыльца откладывается на дисковидной верхушке столбика, в том числе и на самом рыльце, которое на этой мужской стадии еще совершенно не восприимчиво к ней. Некоторое время дисковидная верхушка столбика остается зажатой в верхней части еще полностью не раскрывшегося околоцветника. У некоторых протейных, например у рода протеи, диск не высвобождается до тех пор, пока этой части цветка не коснется опылитель. Но уже при малейшем прикосновении сразу же срабатывает этот удивительный триггерный механизм, в котором столбик играет роль пружины изгиба, и диск с силой вырывается из объятий околоцветника и разбрасывает накопившуюся на нем пыльцу, осыпая ею тело опылителя. Благодаря этому механизму достигается двоякая цель: до высвобождения диска пыльца бывает защищена от превратностей внешнего мира, а внезапное ее высвобождение способствует разбрасыванию пыльцы. После освобождения диска начинается женская стадия — крошечное рыльце в центре диска увеличивается в размере и становится готовым к восприятию пыльцы, принесенной опылителем с другого цветка.

Совершенно иную модель механизма опыления мы наблюдаем у некоторых других родов. Особенно интересны в этом отношении австралийские роды *симфионе́ма* (Symphyonema) и *коноспермум* (Conospermum). В мелких желтых цветках симфионемы пыльники расположены тесно вокруг столбика. Когда пыльники созревают, сегменты околоцветника закручиваются назад. В поисках нектара опылитель (в данном случае обычно бражники) обязательно коснется пыльников, которые внезапно отделяются друг от друга, разбрасывая при этом пыльцу во всех направлениях. Часть этой пыльцы попадает и на опылителя. А в крупных

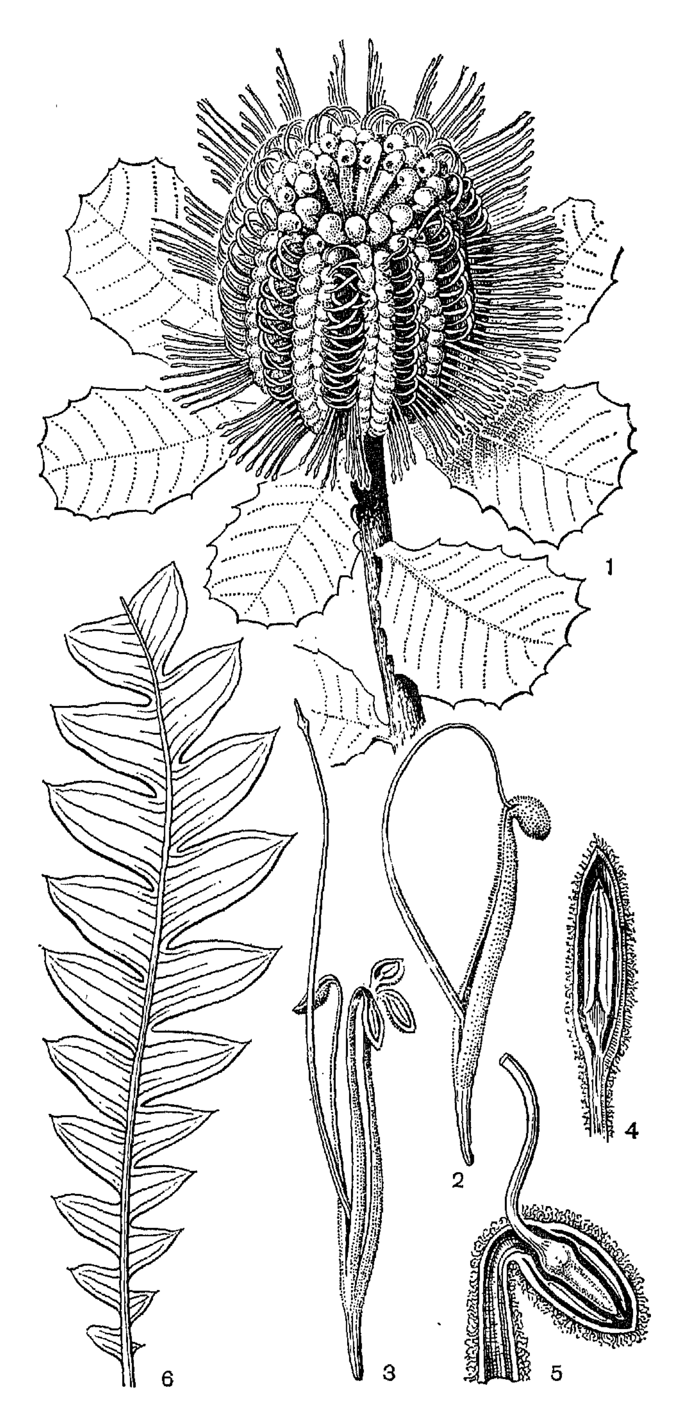


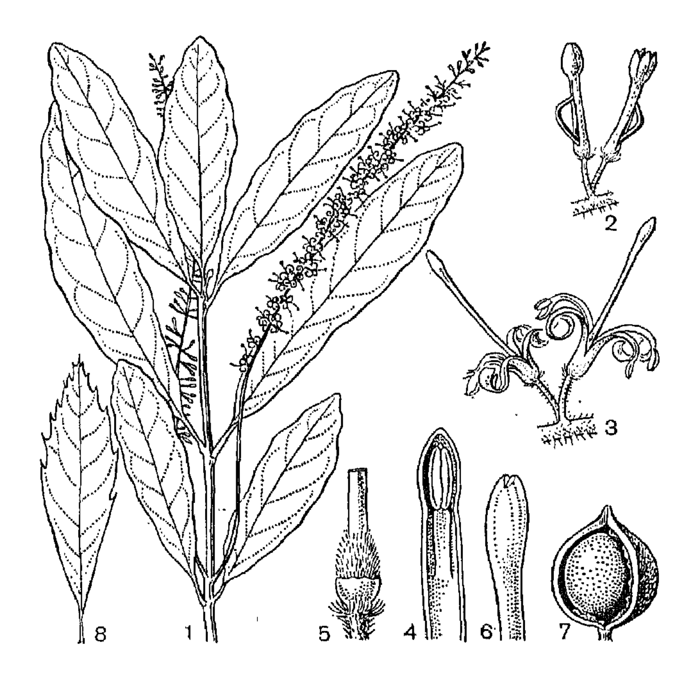

Рис. 181. Протейные.

Банксия ярко-красная (Banksia coccinea): *1* — ветвь с соцветием; *2* — бутон; *3* — цветок; *4* — лепесток с тычинкой; *5* — продольный разрез бутона. Банксия Бакстера (Banksia baxteri): *6* — лист.

цветках *коноспермума эллиптического* (C. ellipticum) пыльники соединены вокруг столбика, причем некоторые из них заканчиваются длинной щетинкой, или остью. Часть пыльников стерильна. Столбик согнут в форме лебединой шеи с рыльцем, направленным в сторону от фертильных пыльников. Малейшее прикосновение к столбику или к щетинкам пыльников приводит к быстрому движению столбика и внезапному отделению пыльников друг от друга. Верхняя часть столбика поворачивается в сторону пустых пыльников, и рыльце с силой ударяет по опылителю (в данном случае обычно по мухе). Если на опылителе уже есть пыльца с другого цветка, то часть этой пыльцы прилипнет к рыльцу. Пыльники отделяются почти сразу же за движением столбика, поднимая маленькое облачко пыльцы, часть которой попадает на муху.

Очень многие протейные приспособлены к опылению исключительно или главным образом птицами, особенно в Австралии и Южной Африке. Птицы опыляют виды протейных с крупными красными, оранжевыми, желтыми или желтовато-зелеными, часто контрастно окрашенными верхушечными соцветиями, отдельные цветки которых обильно выделяют нектар и обычно лишены запаха, столь важного для привлечения насекомых и млекопитающих. Цветки некоторых видов банксии выделяют так много нектара, что он используется в качестве пищи аборигенами Австралии.

Взаимное приспособление протейных и птиц в некоторых случаях принимает форму взаимной зависимости. Классическим примером является южноафриканская сахарная птица промеропс (Promerops cafer), которая настолько приспособилась к опылению некоторых видов протеи, что почти не может существовать без этих растений. У сахарной птицы клюв и язык длинные и тонкие, а соцветия этих видов протеи, окруженные плотно прилегающими друг к другу листочками обертки, представляют собой как бы естественную чашу, из которой птица пьет нектар. Сахарная птица настолько сжилась с видами протеи, что даже гнезда свои строит из листочков обертки и из старых цветков, заключающих зрелые семена, и тем самым содействует диссеминации. В качестве примера рассмотрим опыление у кустарниковой *протеи крупноголовой* (P. macrocephala). Листочки обертки этого вида светло-зеленые, по хохолок, образованный волосками на кончиках листочков, имеет посередине красный круг. Внутренние листочки обертки длиннее наружных, и их шерстисто опушенные верхушки отогнуты внутрь, к центру соцветия, и образуют удобную посадочную площадку для птиц. Чашечка состоит из одного свободного узкого чашели-



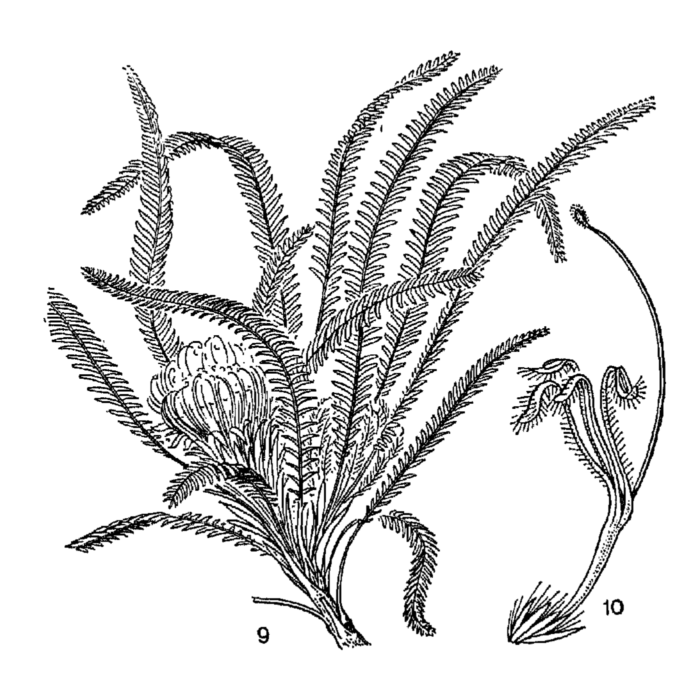




Рис. 182. Протейные.

Макадамия тройчатолистная (Macadamia ternifolia): *1* — часть растения с соцветием; *2* — бутоны; *3* — цветки; *4* — лепесток с тычинкой; *5* — цветоложе и основание столбика; *6* — столбик и рыльце; *7* — раскрытый плод; *8* — разновидность листа. Дриандра северная (Dryandra arctotidis): *9* — общий вид растения; *10* — цветок.

стика, несущего стерильную тычинку, и трех сросшихся чашелистиков, несущих каждый по одной фертильной тычинке. Пыльники заканчиваются маленьким ярко-красным надсвязником, который лежит на рыльце и тем самым ограждает его от собственной пыльцы, т. е. препятствует самоопылению. Та часть столбика, которая прилегает к пыльникам, имеет своеобразное строение. Она характеризуется восемью мозолистыми гребнями, в промежутках между которыми лежат гнезда пыльников. Когда в дальнейшем столбик удлиняется, в канавках между ребрами остается освободившаяся из пыльников пыльца. Крошечное рыльце на верхушке столбика не может опыляться этой пыльцой. Опыление происходит при участии птиц. Стоя на листочках обертки соцветия, птица погружает голову в полное нектара соцветие и при этом касается последовательно рылец и покрытых пыльцой частей столбиков. Наряду с сахарной птицей способствует опылению также нектарница (Nectarinia shalybea), но сахарная птица является более частой посетительницей. Не удивительно, что соцветия протеи привлекают также многочисленных насекомых, в частности двукрылых и жуков, которые, несомненно, также принимают какое-то участие в опылении. Аналогичный способ опыления может наблюдаться у *протеи ползучей* (P. repens) — национального цветка Южно-Африканской Республики, а также у некоторых других видов.

Птицами опыляются также некоторые протейные Австралии. Многие виды гревиллеи и банксии, так же как виды дриандры, *аденантоса* (Adenanthos), хакеи и ламбертии опыляются медососовыми. Птицами опыляется также новозеландская *рева-рева* (Knightia excelsa). У *дриандры снежной* (D. nivea) соцветие имеет чашевидную форму. Нектар, вытекающий из многочисленных цветков, накапливается на дне этой чаши; обильные его запасы привлекают птиц-опылителей.

Как впервые убедительно показал Л. Карпентер (1978), значительную роль в опылении некоторых родов протейных Австралии играют нелетающие млекопитающие — грызуны и сумчатые. Некоторые виды банксии с крючковидными столбиками опыляются почти исключительно нелетающими млекопитающими, включая местный вид крысы (Rattus fuscipes) и различные роды мелких сумчатых. В Австралии и Новой Гвинее соцветия банксии посещают виды сумчатого рода петаурус (Petaurus). Опыление протейных некоторыми мелкими млекопитающими наблюдалось также в Африке. Опыление нелетающими млекопитающими характерно для низкорослых, нередко корневищных протейных, у которых цветки, собранные в более или менее чашевидные головчатые соцветия, развиваются невысоко над землей или же пробиваются через песок прямо от подземных корневищ (Дж. Рурке и Д. Винс, 1977; Д. Винс и Дж. Рурке, 1978). Такие «геофлорные», как их иногда называют, формы характерны для рода протея, а также для ряда видов дриандры, банксии и некоторых других. Цветки многих из этих видов обильно производят нектар и часто имеют острый запах. В Южной Африке грызуны (в данном случае особый вид полевой мыши) особенно активно посещают некоторые виды протеи. Их привлекают сочные и сладкие листочки обертки соцветия, так же как сочные столбики. Пыльца собирается в шерсти, покрывающей голову мыши, и таким образом переносится с одного растения на другое. Таким же путем переносится пыльца австралийским мышевидным сумчатым — хоботноголовым кускусом (Tarsipes spencerae), питающимся нектаром протейных. Разрушительная деятельность этих животных компенсируется огромным числом цветков в соцветии (у банксии, вероятно, превышающим 4000 цветков в колосе). В Австралии нелетающие млекопитающие посещают также многие крупные кустарниковые и даже древесные протейные, хотя «геофлорные» виды, видимо, все же лучше приспособлены к опылению ими. Эти геофлорные виды (многие виды банксии) имеют запах и выделяют обильный нектар,что привлекает многих насекомых. Как указывает австралийский ботаник М. К. Моркомб (1968), обилие ночных насекомых, посещающих соцветия банксии, в свою очередь привлекает нелетающих млекопитающих. Однако, принимая во внимание высокую приспособленность хоботкоголового кускуса к питанию нектаром, трудно предположить, что его привлекают только насекомые.

Способы распространения плодов и семян протейных очень разнообразны. Многие роды, у которых все или некоторые виды произрастают в дождевых лесах, характеризуются плодами-листовками, содержащими различное число обычно крылатых семян. Но еще чаще плоды нераскрывающиеся. Некоторые из них настоящие костянки, хорошо приспособленные для эндозоохорного распространения. Они также характерны для дождевых лесов. Интересно, что примитивная костянка монотипного новокаледонского рода *гарниерия* (Garnieria) содержит несколько семян. У тасманийского рода белленденa, так же как у многих других родов, плод сухой, нераскрывающийся и односемянный. Протейные с такими плодами обычно склерофильны и растут в открытых лесах, редколесьях, кустарниковых зарослях (скрэбах) и верещатниках, хотя имеются и исклю-

чения. Такие сухие нераскрывающиеся плоды часто бывают снабжены пучком волосков или, как у *франкландии трехостной* (Franklandia triaristata), перистыми остями. Они распространяются ветром, насекомыми, птицами (как у некоторых видов протеи) и, возможно, также млекопитающими.

Обычно семейство протейные делят на два подсемейства — гревиллеевые (Grevilleoideae), характеризующиеся цветками большей частью в пазухе одного кроющего листа и обычно раскрывающимися плодами, и протейные (Proteoideae), у которых цветки большей частью одиночные в пазухах кроющих листьев, а плоды нераскрывающиеся, орешкообразные или костянковидные. Эта система имеет ряд недостатков, и поэтому австралийские ботаники Л. Джонсон и Б. Бриггс предложили в 1975 г. свою систему. По новой системе семейство делится уже не на два, а на пять подсемейств. Но эта новая система также страдает недостатками, на которых здесь нет возможности останавливаться. Создание вполне удовлетворительной филогенетической системы протейных, как, впрочем, и многих других семейств,— дело будущего.

Одним из самых примитивных протейных является монотипный род *плакоспермум* (Placospermum), встречающийся в дождевых лесах Северного Квинсленда. Это дерево с кожистыми, перистонервными листьями. Плодолистики с многочисленными (15 и более) семязачатками, а плоды — кожистые листовки, содержащие несколько крылатых семян. В некоторых отношениях примитивен также монотипный тасманийский род *белленденa* (Bellendena), характеризующийся совершенно свободными тычинками и семенами с эндоспермом. Но в то же время рудиментарный венчик у белленденьі полностью отсутствует. Оба рода относятся к подсемейству протейных.

К тому же подсемейству протейных относится небольшой род *эмботриум* (Embothrium, 8 видов), отличающийся очень разорванным ареалом, включающим Южную Америку (Эквадор, Перу и Чили), Новую Гвинею вместе с островами Ару и Австралию. Это типичные орнитофильные деревья и кустарники, произрастающие преимущественно в дождевых лесах. Виды эмботриума очень красивы, и некоторые из них успешно культивируются в Юго-Западной Англии и в Ирландии. К эмботриуму близок небольшой род *телопея* (Telopea), насчитывающий всего 4 вида в Восточной Австралии и на острове Тасмания. Это высокие кустарники с красивыми, красными, слегка зигоморфными цветками, собранными в густые верхушечные кисти. Плоды — листовки, содержащие крылатые семена. *Телопея прекрасная* (T. speciosissima) — национальный цветок Австралии.

Во многих отношениях очень интересен род *макадамия* (Macadamia), также относящийся к подсемейству протейных. В него входит 12 видов, один из которых растет на острове Сулавеси, 5 видов встречаются в Австралии (Квинсленд и Новый Южный Уэльс) и 6 видов — в Новой Каледонии. Деревья и кустарники с обоеполыми цветками в верхушечных или пазушных кистях. Плод костянковидный, с одним или двумя семенами внутри твердого эндокарпия. Семена съедобны, очень питательны и отличаются хорошим вкусом, несколько напоминающим вкус лещины. Как орехоплодное растение макадамия хорошо известна аборигенам Австралии, которые называют ее «кинуалкинуал». Одна из разновидностей *макадамии тройчатолистной* (M. ternifolia), иногда выделяемая в отдельный вид (*макадамия цельнолистная* — M. integrifolia), широко культивируется в Австралии, Юго-Западной Азии, на Гавайских островах и в некоторых других местах. На Гавайских островах квинслендский орех является одним из важнейших культурных растений и занимает второе место после кофе. Перспективна для культуры также эндемичная для Сулавеси *макадамия Гильдебранда* (M. hildebrandii), которая оказалась лучше приспособленной к влажному тропическому климату, чем австралийский вид. К макадамии близок монотипный мадагаскарский род *малагасия* (Malagasia), о котором, к сожалению, известно очень мало.

Род *гревиллея* (Grevillea) — самый большой в семействе. Он включает около 250 видов, распространенных главным образом в Австралии, 3 вида в Новой Каледонии, 1 вид на Новых Гебридах и 4 вида в Восточной Малезии и Новой Гвинее. Деревья и кустарники с обоеполыми цветками в кистях и плодами-листовками содержащими 1 или 2 плоских семени. Некоторые виды гревиллеи доставляют ценную древесину. Австралийская *гревиллея мощная*, или *«шелковый дуб»* (G. robusta), и некоторые другие виды широко используются в тропиках как растения, дающие хорошую тень на кофейных плантациях и ценную древесину. Гревиллея мощная используется для облесения и для придорожных аллей.

Следующий по числу видов австралийский род *хакея* (Hakea, табл. 46 и 47) относится к тому же подсемейству и к той же трибе, что и гревиллея. В нем более 100 видов, произрастающих в Австралии и Тасмании, главным образом в Юго-Западно-Австралийской флористической провинции и в южной части Эремейской провинции. Ксерофильные кустарники или редко небольшие деревья, отли-

чающиеся очень твердой древесиной. Плод сухой, с твердым, часто деревянистым околоплодником, раскрывающимся у верхушки на 2 створки, с 2 или 1 семенем. Древесину *хакеи светлокрылой* (H. leucoptera) используют для производства фанеры, курительных трубок, мундштуков.

Род *банксия* (Banksia, рис. 181, табл. 46) заключает около 50 видов, распространенных в Австралии и Тасмании, за исключением одного вида *банксия зубчатая* (B. dentata), произрастающего также в Новой Гвинее, на островах Ару. Ксерофильные кустарники и деревья с жесткими зубчатыми листьями и цветками в густых продолговатых колосьях. Плоды сухие, сплющенные, раскрывающиеся двумя твердыми, часто деревянистыми створками, расположенными перпендикулярно оси колоса. Все соплодие очень похоже на шишку какого-нибудь голосеменного растения. Семян обычно 2, с верхушечным перепончатым крылом. Цветки в большом количестве производят нектар, привлекающий насекомых и птиц, относящихся к семействам нектарницевые, белоглазковые и медососовые. На соцветиях банксии нередко можно наблюдать карликовую сумчатую летягу (Petaurus breviceps), которая высасывает нектар своим длинным, тонким, червеобразным языком. Древесина банксии твердая, используют ее для оконных рам, при строительстве лодок и судов, для изготовления мебели и для тонких столярных работ.

К банксии близок род *дриандра* (Dryandra, рис. 182, табл. 46), насчитывающий более 50 видов, распространенных во внетропических областях Западной Австралии. Виды дриандры — кустарники, иногда низкие и цветущие близ основания. Листья дриандр довольно характерны — колючезубчатые или перистолопастные. Цветки обоеполые, в густых головках, окруженных многочисленными листочками обертки. Плод — коробочка, раскрывающаяся двумя кожистыми или деревянистыми створками и несущая 2 или 1 семя. Семена крылатые. Отпечатки листьев дриандры неоднократно указывались для третичных отложений Евразии, но все эти определения ошибочны. В большинстве случаев отпечатки, относившиеся к дриандре, оказываются отпечатками листьев комптонии из семейства мириковых (Myricaceae).

К другой группе протейных относится африканский род *протея* (Protea, табл. 45). В роде протея насчитывается более 100 видов, большинство которых сосредоточено в юго-западной части Капского флористического царства. Некоторые виды доходят до Центральной Африки. Многие виды протеи необычайно красивы. Особенно эффектна *протея артишоковидная* (P. cynaroides) с ее крупными (до 30 см в диаметре) головчатыми соцветиями. *Протея олеандровидная* (P. neriifolia) с листьями, похожими на листья олеандра, очень характерна для кустарниковых зарослей юго-западного побережья Южной Африки. Виды протеи — небольшие деревья и кустарники с многочисленными обоеполыми зигоморфными цветками, собранными в головчатые соцветия, окруженные многочисленными, часто различным образом окрашенными листочками обертки. Плод — односемянный орех.

К протее близок южноафриканский род *левкадендрон* (Leucadendron, табл. 45), заключающий около 100 видов, большинство которых встречаются в юго-западной части Капского флористического царства. Левкадендрон — кустарники или деревья с двудомными цветками и односемянными орехообразными плодами. Как и виды протеи, они играют значительную роль в растительном покрове Капского царства. Наиболее известный представитель рода — знаменитое *«серебряное дерево»* (L. argenteum), густо покрытое тонкими шелковистыми волосками и сверкающее на склонах блестящими серо-зелеными листьями, как посеребренный ивовый куст.

# ПОДКЛАСС АСТЕРИДЫ (ASTERIDAE)

В подкласс астерид входят наиболее высокоразвитые группы двудольных, характеризующиеся многими прогрессивными признаками. Хотя среди астерид имеется еще немало деревьев и кустарников, но подавляющее большинство их представителей травы, часто однолетние. Число частей цветков у астерид небольшое и всегда фиксированное (высокая степень олигомеризации). Цветки астерид почти всегда сростнолепестные, а семязачатки исключительно унитегмальные и обычно тенуинуцеллятные. Астериды — самый крупный подкласс двудольных, насчитывающий около 3500 родов и около 65 000 видов.

В подклассе астериды 3 надпорядка и 10 порядков.

**Надпорядок 1. Горечавковые (Gentiananae)**

**Порядок 1. Горечавковые (Gentianales).** Обнаруживает родство с порядком кизиловых и, по всей вероятности, имеет общее с ним происхождение. Деревья, кустарники и травы с супротивными или редко очередными или мутовчатыми цельными листьями, лишенными прилистников, или с мелкими или рудиментарными прилистниками. Членики сосудов с простой перфорацией, реже с простой и лестничной или только с лестничной перфорацией. Часто имеется интраксилярная флоэма. Цветки обычно обоеполые, обычно актиноморфные, большей частью 4—5-членные, со сростнолепестным венчиком; лопасти венчика в почкосложении обычно скрученные. Тычинки в одинаковом числе с лепестками или реже их меньше. Пыльцевые зерна большей частью 3-бороздно-поровые. Гинецей обычно из 2 плодолистиков; завязь верхняя или нижняя. Семязачатки более или менее анатропные, унитегмальные и тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или иногда целлюлярный. Семена обычно с эндоспермом.

Семейства: логаниевые, мареновые, кутровые, ластовневые, горечавковые, вахтовые и др.

**Порядок 2. Маслиновые (Oleales).** Вероятно, стоит наиболее близко к порядку горечавковых и, возможно, имеет общее с ним происхождение. Кустарники или деревья, обычно с супротивными, редко с очередными, простыми или непарноперистыми, 3-листочковыми или 1-листочковыми листьями без прилистников. Членики сосудов обычно с простой перфорацией. Цветки мелкие, обычно обоеполые, редко полигамные или двудомные, актиноморфные, обычно 4-членные. Чашечка большей частью маленькая, редко отсутствует. Венчик сростнолепестный, обычно 4-лопастный, иногда отсутствует. Тычинок обычно 2, редко 4, очень редко 3 или 5. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые или 3-бороздные. Гинецей из 2 плодолистиков; столбики сросшиеся, с 2-лопастным рыльцем; завязь верхняя, 2-гнездная, с 2, 1 или 4 — многими анатропными семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки унитегмальные и тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюляр.

ный. Плоды разных типов. Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Семейство маслиновые.

**Порядок 3. Ворсянковые (Dipsacales).** Близок к порядку горечавковых и имеет общее с ним происхождение. Деревья, кустарники или травы с супротивными или реже мутовчатыми, лопастными или перистыми листьями без прилистников. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, 4—5-членные, со сростнолепестным венчиком. Тычинки в одинаковом числе с лепестками или иногда их меньше. Пыльцевые зерна большей частью 3-бороздно-поровые. Гинецей из 5—2 плодолистиков; завязь нижняя. Семязачатки анатропные, унитегмальные, обычно тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный. Плоды разных типов. Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Семейства: жимолостные, адоксовые, валериановые, мориновые и ворсянковые.

**Порядок 4. Лоазовые (Loasales).** Занимает довольно изолированное положение и его родственные связи не вполне ясны. Травы или реже кустарники, иногда лианы, с супротивными или очередными цельными листьями, покрытыми жесткими многоклеточными волосками. Цветки обоеполые, актиноморфные. Чашелистиков и лепестков обычно по 5, редко по 4—7. Чашечка сростнолистная. Лепестки свободные или чаще сросшиеся, часто чередующиеся с внутренним рядом лепестковидных стаминодиев или нектарных чешуек. Тычинок 10 — много или реже только 5, свободных или чаще различным образом сросшихся. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые. Гинецей из 5—3, редко 6—7 плодолистиков; столбики сросшиеся; завязь нижняя или почти нижняя, 1-гнездная или в результате срастания постенных плацент 2—3-гнездная с 1 — многими анатропными семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки унитегмальные и тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный. Плод — коробочка. Семена с эндоспермом.

Семейство лоазовые.

**Надпорядок 2. Губоцветные (Lamianae)**

**Порядок 5. Синюховые, или полемониевые (Polemoniales).** Близок к порядку горечавковых и, вероятно, происходит от непосредственного предка логаниевых и близких семейств. Травы или реже древесные растения с очередными или редко супротивными листьями без прилистников. Членики сосудов обычно с простой перфорацией. Цветки обоеполые или редко однополые, актиноморфные или реже более или менее зигоморфные, 5-членные. Чашелистики почти свободные или более или менее сросшиеся. Венчик сростнолепестный. Тычинки в одинаковом числе с лопастями венчика, чередующиеся с ними и сросшиеся нитями с его трубкой. Пыльцевые зерна очень разных типов. Гинецей из 2—3 (реже 5 и больше) плодолистиков; завязь верхняя, редко полунижняя, с 1 — многими анатропными семязачатками в каждом гнезде или на каждой плаценте. Семязачатки унитегмальные и тенуинуцеллятные или реже крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или целлюлярный. Семена с эндоспермом или реже без эндосперма.

Семейства: вьюнковые, повиликовые, синюховые (полемониевые), водолистниковые, бурачниковые и др.

**Порядок 6. Губоцветные (Lamiales).** Близок к порядку синюховых, особенно к наиболее примитивным представителям семейства бурачниковых. Травы или полукустарники, реже кустарники и деревья. Листья обычно супротивные или мутовчатые, большей частью простые, без прилистников. Сосуды с простой перфорацией. Цветки обоеполые или редко однополые, зигоморфные или редко актиноморфные, 5-членные или редко 4-членные. Чашечка сростнолистная. Венчик сростнолепестный. Тычинок 4 или 2, редко 5 или 1. Пыльцевые зерна 3—6-бороздные, 3-бороздно-поровые или ругатные. Гинецей обычно из 2 плодолистиков; завязь верхняя, обычно с 1 и большей частью анатропным семязачатком. Семязачатки унитегмальные и тенуинуцеллятные. Плод костянковидный или распадающийся на 4 односемянные доли. Семена без эндосперма или со скудным эндоспермом.

Семейства: вербеновые, губоцветные и болотниковые.

**Порядок 7. Норичниковые (Scrophulariales).** Очень близок к порядку синюховых (особенно к семейству вьюнковых), с которым имеет общее происхождение. Травы, реже кустарники и деревья, с очередными или супротивными листьями без прилистников. Членики сосудов обычно с простой перфорацией. Цветки обоеполые, редко однополые, большей частью зигоморфные, обычно 5-членные. Чашелистики более или менее сросшиеся. Венчик сростнолепестный. Тычинок 5, 4 или только 2. Пыльцевые зерна разных типов. Гинецей обычно из 2, редко из 5 плодолистиков; завязь верхняя или реже нижняя, обычно со многими и большей частью анатропными семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки унитегмальные и тенуину-

целлятные. Эндосперм целлюлярный или реже нуклеарный. Плод обычно коробочка, реже ягода. Семена обычно с эндоспермом.

Семейства: пасленовые, будлеевые, норичниковые, бигнониевые, кунжутовые, заразиховые, геснериевые, подорожниковые, пузырчатковые, миопоровые, акантовые, хвостниковые и др.

### Надпорядок 3. Сложноцветные, или Астровые (Asteranae)

**Порядок 8. Колокольчиковые (Campanulales).** По всей вероятности, имеет общее происхождение с порядком горечавковых. Травы, реже полукустарники, кустарники или деревья, с очередными или реже с супротивными простыми листьями без прилистников. Членики сосудов обычно с простой перфорацией. В листьях и стеблях многих представителей имеются членистые млечники. Характерно наличие инулина. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, большей частью 5-членные. Чашечка сростнолистная. Венчик сростнолепестный. Тычинок 5 или 2. Пыльцевые зерна разных типов. Гинецей из 5—2 плодолистиков: завязь нижняя, очень редко верхняя или почти верхняя, обычно со многими анатропными семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки унитегмальные и тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный. Плоды — коробочки, ягодообразные или ореховидные. Семена с эндоспермом или без эндосперма.

Семейства: колокольчиковые, стилидиевые, гудениевые.

**Порядок 9. Калицеровые (Calycerales).** Занимает во многих отношениях промежуточное положение между порядками колокольчиковых и сложноцветковых, но стоит ближе к последним. Травы или иногда почти полукустарники с очередными цельными или перистолопастными листьями. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, обычно 5-членные. Чашечка сростнолистная. Венчик сростнолепестный. Тычинок 4—6, нитями прикрепленных к зеву трубки венчика. Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые. Гинецей из 2 плодолистиков, со столбиком, снабженным головчатым рыльцем; завязь нижняя, с 1 висячим анатропным семязачатком. Семязачатки унитегмальные и тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный. Плод семянковидный, увенчанный остающейся чашечкой. Семена с эндоспермом.

Семейство калицеровые.

**Порядок 10. Сложноцветковые, или Астровые (Asterales).** Близок к порядкам колокольчиковые и калицеровые и имеет, вероятно, общее с ними происхождение. Травы или полукустарники, реже кустарники, а иногда небольшие деревья. Листья обычно очередные или супротивные, иногда мутовчатые, цельные или различным образом расчлененные, иногда редуцированные, без прилистников. Характерно наличие инулина. Членики сосудов обычно с простой перфорацией, но нередко встречаются также лестничная и сетчатая перфорации. Цветки собраны в головки или корзинки, окруженные оберткой, обычно обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, обычно 5-членные. Чашечка в различной степени редуцирована и видоизменена и обычно представлена хохолком (летучкой). Венчик сростнолепестный, 5-лопастный и трубчатый, язычковый или же двугубый. Тычинок 5, прикрепленных к трубке венчика; нити обычно свободные, но пыльники большей частью склеенные между собой. Пыльцевые зерна в большинстве случаев 3-бороздно-поровые. Гинецей из 2 плодолистиков, со столбиком, заканчивающимся обычно 2 рыльцевыми ветвями; под рыльцевыми ветвями столбик несет воротничок волосков (собирательные волоски); завязь нижняя, с 1 базальным анатропным семязачатком. Семязачатки унитегмальные и тенуинуцеллятные. Эндосперм обычно целлюлярный, реже нуклеарный. Плод — семянка. Семена лишены эндосперма.

Семейство сложноцветные.

## ПОРЯДОК ГОРЕЧАВКОВЫЕ (GENTIANALES)

### СЕМЕЙСТВО ЛОГАНИЕВЫЕ (LOGANIACEAE)

Это семейство включает немногим более 20 родов и около 500 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических странах, лишь немногие представители заходят в умеренные области. Род *гелсемиум* (Gelsemium) проникает в Атлантическую Северную Америку и Южный Китай. В Новой Зеландии встречаются виды *логании* (Logania), *гениостомы* (Geniostoma) и *митрасакмы* (Mitrasacme), распространенной на север до Центральной Японии и Кореи. *Дефонтэния* (Desfontainia), произрастающая в Андах Чили и Перу, достигает мыса Горн. Лишь род *стрихнос* (Strychnos), самый крупный в семействе (более 200 видов), широко распространен в тропических и субтропических областях земного

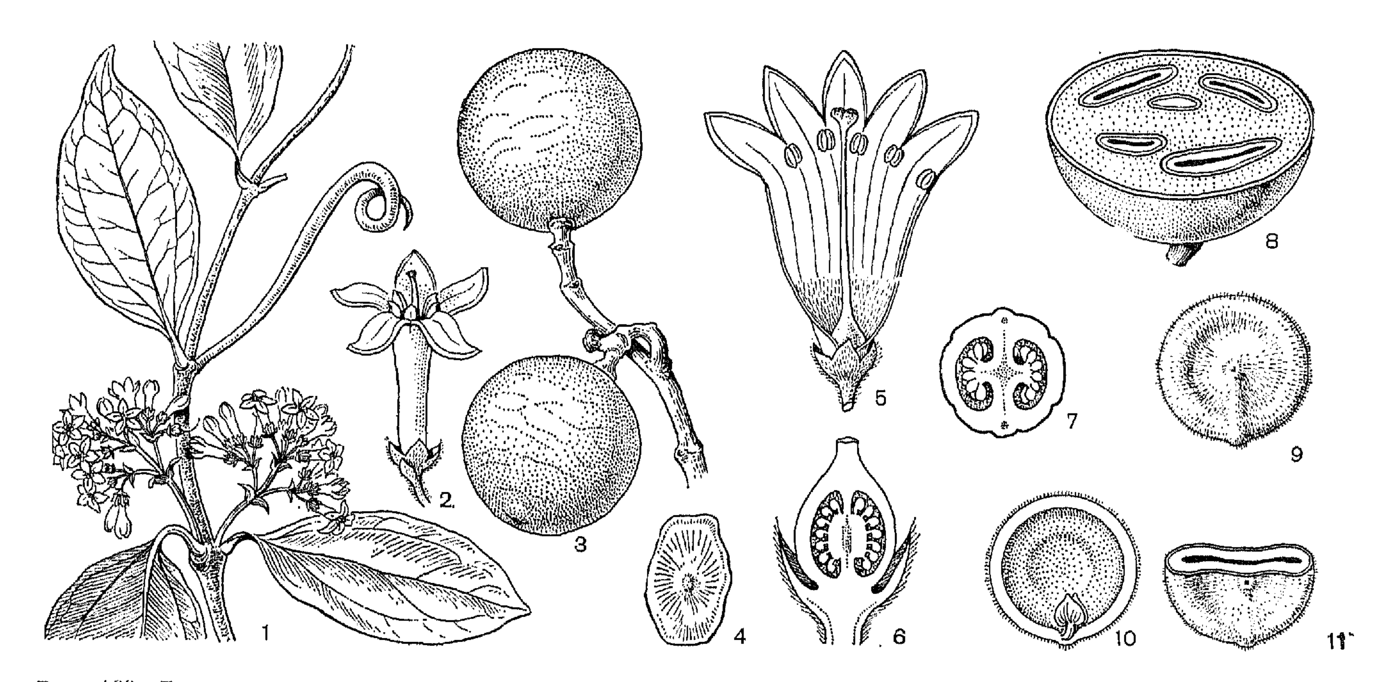



Рис. 183. Логаниевые.

Стрихнос Игнатия (Strychnos ignatii): *1* — фрагмент побега с цветками, виден крючковидно закрученный усик; *2* — цветок; *3* — фрагмент побега с плодами; *4* — семя. Чилибуха (S. nux-vomica): *5* — цветок (развернут венчик); *6* — продольный разрез гинецея; *7* — поперечный разрез завязи; *8* — поперечный разрез плода (видны погруженные в мякоть семена); *9* — семя; *10* — продольный разрез семени (виден зародыш); *11* — поперечный разрез семени.

шара. Большинство же родов ограничено Новым или Старым Светом. Род *лабордия* (Labordia) эндемичен для Гавайских островов.

Большинство логаниевых — древесные растения: деревья (до 55 м высотой), иногда с досковидными корнями, кустарники, часто лазящие, или лианы, реже полукустарники или травы, однолетние и многолетние. Многие виды стрихноса — лианы, обычно снабженные крючковидно закрученными одревесневающими усиками или шипами (рис. 183); некоторые африканские виды достигают в длину 120 м и в высоту 45 м, взбираясь на верхушки крупных деревьев тропического леса. Многие виды *фагрэи* (Fagraea, Южная, Восточная и Юго-Восточная Азия, Полинезия, Австралия) — эпифитные или полуэпифитные кустарники или деревца. Поселяясь на стволах высоких деревьев, они плотно обвивают их своими корнями. Если корни достигают почвы, растение становится полуэпифитным. Некоторые виды этого рода — мирмекофильные растения. Они снабжены нектарниками в основании черешков, на листовых пластинках или чашечке. Крупные ушки на черешке листа у некоторых видов, например у *фагрэи ушковидной* (F. auriculata), дают убежище муравьям.

Листья у логаниевых обычно кожистые, иногда крупные (более метра в длину у некоторых видов *антоклейсты* — Anthocleista и фагрэи); они супротивные, реже почти мутовчатые, простые, цельнокрайные, иногда зубчатые, соединенные у основания поперечной стипулярной линией или прилистникоподобным влагалищем, или реснитчатым ободком, иногда с маленькими прилистниками. У американского рода *плокосперма* (Plocosperma) листья без прилистников. Это растение замечательно своим опушением. Кроме простых одноклеточных волосков, заполненных известью с цистолитами в прилегающих эпидермальных клетках, имеются двуклеточные веретеновидные железистые волоски. У всех представителей семейства, за исключением плокоспермы и дефонтэнии, присутствует интраксилярная флоэма. Многие логаниевые содержат яды — алкалоиды (стрихнин, бруцин, курарины, гелсемин и др.).

Большинство видов семейства — обитатели низинных влажных тропических лесов. Они растут главным образом в подлеске или в нижнем древесном ярусе; некоторые лианы достигают верхнего полога леса. Особенно обильны логаниевые по берегам рек, в периодически затопляемых водой долинах и на болотах. Деревья *антоклейсты благородной* (Anthocleista nobilis) из тропической Африки в случаях, когда они растут в заболоченных лесах, образуют ходульные и дыхательные корни. Встречаются логаниевые и в горных лесах, как прави-

ло, не выше 2000 м над уровнем моря. Некоторые виды произрастают в областях с сезонным климатом — в галерейных и сухих тропических лесах, зарослях жестколистных кустарников, в саваннах. Невысокие деревца ряда африканских стрихносов (например, *стрихноса безвредного* — Strychnos innocua и *стрихноса колючего* — S. spinosa) — обитателей саванн — в сухой сезон сбрасывают листву. Многие виды фагрэи предпочитают открытые местообитания, опушки леса, светлые леса. Логаниевые можно встретить на морских побережьях, в прибрежных лесах, в мангровых болотах. Нередки они и во вторичных лесах, в зарослях аланг-аланга.

Цветки у логаниевых в верхоцветных соцветиях или реже одиночные, иногда крупные, обоеполые, редко однополые, актиноморфные, большей частью 5- или 4-членные. Брактеоли обычно мелкие, иногда чешуевидные, многочисленные (*антония* — Antonia) или крупные и петалоидные (*бониуния* — Bonyunia). Чашечка 5—4(2)-лопастная или 5—4(2)-раздельная, лопасти одинаковые или одна из них увеличена и лепестковидная (*устерия* — Usteria), в бутоне черепитчатые. Венчик сростнолепестный, воронковидный, колокольчатый или колесовидный, с короткой или длинной трубкой, с 5—4, реже 6—5 (плокосперма) или даже 8—16 (антоклейста) лопастями, в бутоне створчатыми, черепитчатыми или скрученными. Тычинки обычно в одинаковом числе с лопастями венчика (редко одиночные — устерия) и чередуются с ними, прикреплены к трубке венчика или к зеву, пыльники 2-гнездные, открываются продольно. Гинецей состоит из 2, реже 3 или 5 (дефонтэния) плодолистиков; короткий столбик с головчатым, 2-лопастным или реже дважды лопастным рыльцем. Завязь верхняя, редко полунижняя, обычно 2-гнездная, редко 1-, 3- или 5-гнездная (дефонтэния); семязачатки в каждом гнезде от многочисленных до одиночных, анатропные или амфитропные. У плокоспермы завязь одногнездная с 4 семязачатками, сидящими попарно.

Крупные одиночные цветки или соцветия из многочисленных мелких невзрачных душистых цветков привлекают насекомых. Цветки фагрэи протандричны. Они раскрываются после захода солнца, испуская сильный аромат. Цветение продолжается два дня. Вначале кремово-белые, на 2-й день цветки приобретают желтую или оранжевую окраску. Они опыляются ночными бабочками или пчелами. Некоторые крупноцветковые виды посещаются только птицами, а возможно, и летучими мышами. Гигантские цветки фагрэи ушковидной с нежным запахом жасмина, белый венчик которых длиной до 30 см и более 30 см в поперечнике, опыляются насекомыми и птицами. У *фагрэи душистой* (F. fragrans), растения открытых и болотистых низин Малезии, каждый год с исключительной регулярностью наблюдается массовое цветение в мае и начале июня; в октябре или ноябре бывает второе, не столь пышное цветение. У родов *мостуэя* (Mostuea) и гелсемиум известна гетеростилия. Наиболее обычные посетители цветков последнего рода — пчелы и шмели. *Спигелия противоглистная* (Spigelia anthelmia) — самоопыляемое растение.

Плод у логаниевых — костянка, ягода или коробочка, обычно септицидная, 2-створчатая, редко локулицидная или раскрывающаяся круговой щелью. Семена обычно мелкие, реже крупные, в сухих плодах обычно крылатые, с прямым зародышем в мясистом эндосперме. У плокоспермы линейно-веретеновидная коробочка обычно имеет единственное линейное семя на верхушке с густым хохолком из длинных волосков.

Сочные ягоды видов фагрэи поедают птицы, циветты, летучие мыши, а также, очевидно, плодоядные муравьи. Крупный зрелый плод фагрэи ушковидной (длиной до 15 см), раскалываясь на верхушке на 4 неправильные лопасти, обнажает многочисленные мелкие семена, погруженные в сладкую оранжевую мякоть, привлекая птиц. Мелкими красными или оранжевыми ягодами фагрэи душистой питаются летучие мыши, которые в пору плодоношения этого растения слетаются в огромном количестве.

Ягоды стрихноса диаметром от 1 до 20 см, зеленые, коричневые, белые, черные или часто желтые, оранжевые или красные, покрытые обычно кожистой или твердой, деревянистой кожурой, заключают в нежной мякоти часто крупные (длиной до 2,5 см) плоские семена. У многих стрихносов горькая мякоть плода и особенно семена ядовиты. Однако известны некоторые африканские виды, как стрихнос безвредный, имеющие сладкую съедобную мякоть. Сочной мякотью ягод *чилибухи* (Strychnos nux-vomica), *стрихноса Игнатия* (S. ignatii) и некоторых других видов питаются птицы, особенно птицы-носороги, фазан аргус, туканы, а также обезьяны, летучие мыши, циветты, музанги, белки, слоны и другие животные.

Костянки *невбургии* (Neuburgia), очевидно, переносятся водой. Легкие крылатые семена видов гелсемиума и *норисии* (Norrisia) приспособлены к распространению ветром.

Логаниевые — в высшей степени гетерогенная группа. Она включает 7 подсемейств, выделяемых главным образом на основании почкосложения лопастей венчика и типа плода. Иногда этим подсемействам придают ранг се-

мейств. Систематическое положение монотипных родов дефонтэния и плокосперма, образующих соответственно подсемейства дефонтэниевых (Desfontainioideae) и плокоспермовых (Plocospermatoideae), до сих пор остается неясным.

Более половины всех видов включают подсемейства логаниевые (Loganioideae, 5 родов и более 100 видов) и стрихновые (Strychnoideae, 3 рода и более 220 видов), распространенные в тропических и субтропических, реже в умеренных областях земного шара. Виды первого подсемейства — деревья, кустарники, лианы и травы с черепитчатыми или скрученными в бутоне лопастями венчика; плод — коробочка. Виды стрихновых — деревья, кустарники и лианы со створчатыми лопастями венчика. Плод — ягода.

Небольшие подсемейства поталиевые (Potalioideae) и антониевые (Antonioideae), ограниченные тропическими областями, включают древесные растения. У родов *поталия* (Potalia, Южная Америка), фагрэя (35 видов) и антоклейста (Африка, Мадагаскар, Коморские острова), составляющих первое подсемейство, лопасти венчика скрученные, плод — ягода; у видов норисии (Малезия), устерии (Западная Африка), антонии и бониунии (Южная Америка) — представителей подсемейства антониевых — лопасти створчатые, плод — коробочка.

К подсемейству спигелиевых (Spigelioideae, 4 рода и около 100 видов) относятся травянистые растения или реже полукустарники тропических, субтропических и умеренных областей земного шара. Половина видов принадлежит американскому роду *спигелия* (Spigelia).

Многие виды стрихноса содержат большое количество сильно токсичных алкалоидов. Семена чилибухи, или рвотного ореха (Индия, Цейлон, Индокитай, Малайя), и стрихноса Игнатия (Тонкин, Малезия) — главный источник стрихнина и бруцина. Экстракты из коры нескольких южноамериканских видов, включая *стрихнос ядоносный* (Strychnos toxifera), используются индейцами как главная составная часть парализующего стрельного яда кураре. Стрельный яд также получают из коры и корней некоторых африканских и азиатских видов. Древесина, кора, корни видов стрихноса, а также других представителей семейства, в том числе сильно ядовитых растений *гелсемиума вечнозелёного* (Gelsemium sempervirens), спигелии противоглистной, используются в медицине. Семена *стрихноса жаждущих* (Strychnos potatorum) применяют в Индии для очистки питьевой воды.

Древесина ряда видов фагрэи, твердая и прочная, находит применение при строительстве домов, мостов, каноэ, изготовлении инструментов.

Некоторые логаниевые культивируются как декоративные растения.

## СЕМЕЙСТВО МАРЕНОВЫЕ (RUBIACEAE)

Мареновые — одно из самых крупных семейств цветковых растений — насчитывает 450—500 родов и 6000—7000 видов, широко распространенных в обоих полушариях, главным образом в тропических странах, хотя немало представителей встречается в умеренных и даже в холодных областях.

Большинство мареновых — древесные растения: деревья высотой до 40—45 м, иногда с досковидными корнями, кустарники, часто вьющиеся или древесные лианы, реже кустарнички, полукустарники или травы, прямостоячие, ползучие или вьющиеся. Высокие деревья *митрагины крупноприлистниковой* (Mitragyna stipulosa) в болотистых лесах тропической Африки образуют коленчатые дыхательные корни. Среди мареновых немало колючих растений. Лианы, иногда достигающие вершин крупных деревьев тропического леса, обвивают деревья или взбираются, как *ункария* (Uncaria), с помощью крючкообразно изогнутых, преобразованных в орган лазания цветоносов, которые после сжимания опоры разрастаются и одревесневают. Высоко в кронах деревьев в тропическом лесу Юго-Восточной Азии произрастают виды *мирмекодии* (Myrmecodia) и *гиднофитума* (Hydnophytum), курьезные эпифиты. Стебель этих полукустарников образует крупный клубень, часто усаженный шипами, пронизанный многочисленными галереями и ходами, в которых обычно поселяются муравьи (рис. 184). Постоянно населены муравьями также веретеновидно вздутые полые междоузлия стеблей ниже соцветия у видов *мирмеконауклеи* (Myrmeconauclea) и ряда других видов, а также пузыревидные вздутия в основании листьев *ремиджии пузыреносной* (Remijia physophora) и *дуройи мешконосной* (Duroia saccifera) — растений бассейна Амазонки.

Листья у мареновых супротивные или мутовчатые, простые, цельные, редко перистонадрезные, снабженные прилистниками. Они варьируют от крошечных чешуевидных или игловидных до крупных длиной до 140 см. Прилистники расположены или между черешками листьев (интерпетиолярные), или между черешками и стеблем (интрапетиолярные). Часто они, срастаясь друг с другом и черешками, охватывают побег в виде раструба. Иногда прилистники образуют колпачок, защищающий верхушку стебля, позднее сбрасываемый. Прилистники цельные, лопастные, зубчатые или щетинковид-

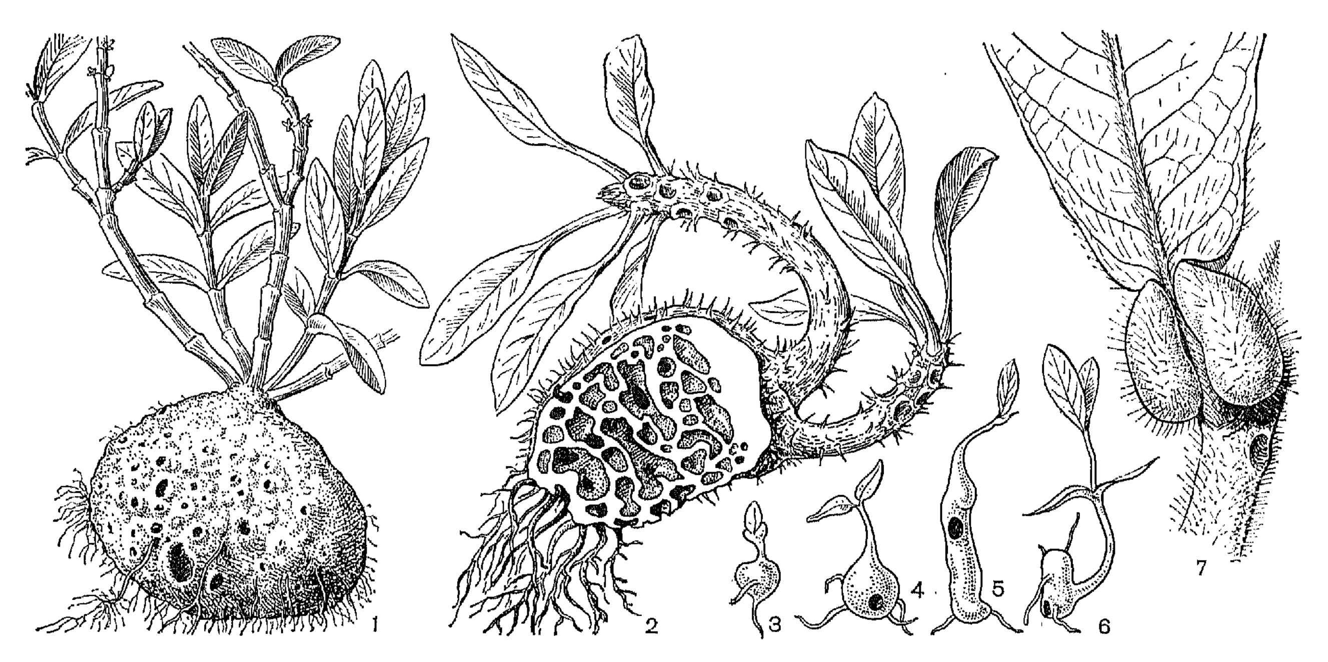



Рис. 184. Мареновые.

Гиднофитум муравьиный (Hydnophytum formicarum): *1* — общий вид растения с клубнем. Мирмекодия колючая (Myrmecodia echinata): *2* — общий вид растения, на продольном разрезе клубня видны полости, в которых обитают муравьи; *3—6* — проростки на различных стадиях развития. Дуройя мешконосная (Duroia saccifera): *7* — фрагмент основания листовой пластинки с формикариями.

ные, реже листовидные, неотличимые по форме и величине от листьев, что создает видимость мутовчатого листорасположения (триба мареновых — Rubieae). На листьях видов *паветты* (Pavetta) и *психотрии* (Psychotria) имеются «бактериальные узелки». Бактерии обеспечивают растение-хозяина ростовыми веществами, без бактерий оно неспособно к нормальному росту.

Виды мареновых богаты алкалоидами (кофеин, хинин, эметин и др.). Многие виды способны накапливать алюминий.

Цветки мареновых редко одиночные, как у *гардении* (Gardenia, табл. 48) и *рандии* (Randia), обычно в верхоцветных соцветиях, иногда собраны в шаровидные головки, в которых цветки свободные или, как у *моринды* (Morinda), сросшиеся. У ряда тропических видов известна каулифлория. Цветки обычно обоеполые, иногда однополые или полигамные, актиноморфные или редко слабозигоморфные (двугубые, как у *энрикезии* — Henriquezia), 5—4-членные. Чашечка развита слабо, (3)4—5(8)-зубчатая или лопастная, в бутоне открытая, иногда одна или несколько лопастей чашечки листовидно разрастаются и ярко окрашены. Венчик сростнолепестный, 5—4 (редко 8—10)-лопастный, колесовидный, воронковидный, колокольчатый, реже кувшинчатый или трубковидный, в бутоне створчатый, скрученный или черепитчатый. Трубка венчика длинная (до 25 см) и узкая или короткая. Тычинки, как правило, в одинаковом числе с лопастями венчика и чередуются с ними; они прикреплены к трубке венчика или к зеву. Пыльники 2-гнездные, иногда разделены поперечными перегородками, вскрываются продольно, реже верхушечными порами, интрорзные или экстрорзные. В основании столбика имеется нектарный диск.

Гинецей обычно из 2, редко большего числа плодолистиков, с тонким нитевидным столбиком; рыльце 2 —многолопастное с линейными, лопатчатыми или булавовидными лопастями или головчатое. У многих видов известна гетеростилия. Завязь обычно нижняя, как исключение, почти полностью верхняя или полунижняя, 2-гнездная, редко многогнездная или 1-гнездная с париетальной плацентацией (гардения), с 1 или многими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки висячие или горизонтальные.

Многие виды мареновых — насекомоопыляемые растения. Кроме яркой окраски цветков, обильно выделяющегося нектара, нежного аромата, для привлечения насекомых служат крупные белые прицветники, ярко окрашенные оси соцветия у некоторых мареновых, а также белые, желтые, оранжево-красные или огненно-пурпурные листовидные лопасти чашечки у видов *муссенды* (Mussaenda), *каликофиллума* (Calycophyllum), *погонопуса* (Pogonopus) и других растений.

Приспособления к перекрестному опылению у мареновых разнообразны — от протандрии, обычной в семействе, до диморфной гетеростилии. У некоторых гетеростильных видов наблюдается самонесовместимость. Однополость и двудомность, крайне редкие в семействе, очевидно, возникли как результат крайней гетеростилии. У видов подсемейства иксоровых (Ixoroideae) длиннотрубчатые, опыляющиеся бабочками цветки протандричны. Интрорзные пыльники вскрываются в бутоне, и пыльца отлагается на наружной поверхности рыльцевой головки, которая находится в непосредственном контакте с пыльниками. После распускания цветка насекомые-опылители могут перенести эту пыльцу на цветки, уже достигшие стадии зрелых рылец. Затем происходит развертывание лопастей рыльца, и цветок вступает в женскую стадию, продолжающуюся несколько дней.

У *посокерии широколистной* (Posoqueria latifolia) из тропической Америки крупные белые зигоморфные цветки, приспособленные к опылению ночными бабочками, имеют взрывной механизм выбрасывания пыльцы. Пыльники 5 тычинок, плотно смыкаясь, образуют шар. Раскрываясь в бутоне, они высыпают пыльцу в полость шара. Тычиночные нити находятся в состоянии сильного натяжения, две из них дугообразно изогнуты и особенно раздражимы. При прикосновении хоботка бабочки к их средней части одна пара тычинок отходит направо, другая — налево, а пятая, непарная, изгибаясь вверх, отшвыривает комок пыльцы на хоботок насекомого, закрывая при этом своей нитью вход в трубку венчика. У *фуопсиса длинностолбикового* (Phuopsis stylosa) выбрасывание пыльцы производится в момент раскрытия венчика благодаря быстрому выпрямлению столбика, несущего на наружной бородавчатой поверхности рыльцевой головки пыльцу из вскрывшихся в бутоне пыльников.

У *нертеры* (Nertera) обычно самоопыление. У некоторых видов мареновых оно имеет место при отсутствии опылителей. Мелкие клейстогамные цветки *мирмекодии клубневой* (Myrmecodia tuberosa) завязывают в обилии всхожие семена.

Наиболее обычные опылители цветков мареновых — дневные и ночные бабочки, пчелы и шмели. У многих тропических видов нектар находится на дне длинной трубки венчика и доступен лишь длиннохоботковым насекомым и колибри. Виды мареновых, опыляемые сумеречными или ночными бабочками, имеют белые цветки, хорошо заметные насекомым в темноте. Они раскрываются ночью или в сумерки, распространяя сильный аромат. Мелкие протандричные цветки *подмаренника* (Galium) с неглубоко скрытым нектаром посещаются чаще всего короткохоботковыми насекомыми, главным образом мухами.

Красные, длиннотрубчатые, лишенные запаха, но с обильным нектаром цветки *манеттии вздутой* (Manettia inflata) из Южной Америки, *бурхелии буйволиной* (Burchellia bubalina) из Южной Африки и некоторых других мареновых опыляются колибри. Крупные висячие цветки с сильным ароматом и ночным цветением африканских видов *ротмании* (Rothmannia) и гардении приспособлены к опылению летучими мышами. Виды *копросмы* (Coprosma) и *антоспермума* (Anthospermum), очевидно, ветроопыляемые растения.

Плоды мареновых диаметром от 2 мм до 15—20 см, сочные (табл. 48) или сухие, ягоды или костянки, коробочки (локулицидные или септицидные), сухие, нераскрывающиеся или дробные, иногда образующие соплодия, (1)2-—многосемянные. Семена часто мелкие, обычно с прямым зародышем и с эндоспермом, реже эндосперм почти или полностью отсутствует (подсемейства геттардовых — Guettardoideae и энрикезиевых — Henriquezioideae), они прямые, висячие или горизонтальные, иногда крылатые или с ариллусом (*цефалантус* — Cephalanthus), у некоторых мареновых погружены в студенистую плацентарную массу (гардениевые — Gardenieae).

Белые, желтые, оранжевые, красные, фиолетовые, голубые или черные ягоды, костянки и сочные соплодия многих мареновых охотно поедают различные виды птиц (например, голуби, гуахаро, попугаи, дрозды), летучие мыши и другие животные, распространяя семена. Зеленые или желтоватые плоды *гардении трубконосной* (Gardenia tubifera, Малезия), неправильно раскалываясь, обнажают оранжево-алую внутренность перикарпа и яркую сочную душистую массу, поедая которую птицы, обезьяны, белки, музанги проглатывают погруженные в нее семена. Плодами мареновых питаются также жирафы, антилопы, буйволы, лани, дикие козы и овцы, крупный рогатый скот. Семена *касасии клузиилистной* (Casasia clusiifolia) распространяются игуанами. Сухие плоды *подмаренника трехрогого* (Galium tricornutum) растаскиваются хомяками. Мелкие сочные плоды мирмекодии и гиднофитума, очевидно, транспортируются муравьями. Мареновые, обитающие на морских побережьях (как *геттарда великолепная* — Guettarda speciosa, *моринда лимонолистная* — Morinda citrifolia и др.), берегах илистых лагун в приливно-отливной зоне и мангровых болотах (*сцифифора гидрофилаксовая* — Scyphiphora hydrophylacea) распространяются морскими течениями. Плавучесть семян этих растений

обеспечивается присутствием воздухоносной ткани в семенной кожуре, опробковением плодов или наличием заполненной воздухом полости в косточках. Семена некоторых тропических лесных трав разносятся потоками дождевой воды. Мелкие легкие крылатые семена (*хинное дерево* — Cinchona, ункария, *симира* — Simira и др.), а также веретеновидные, на верхушке с хохолком из длинных волосков (у *гиллии паразитной* — Hillia parasitica) распространяются ветром. У *эрнестимейеры* (Ernestimeyera) роль крыла выполняют разрастающиеся лопасти-чашечки. Сухие плоды некоторых видов подмаренника, *ясменника* (Asperula) и видов трибы антоспермовых (Anthospermeae), усаженные крючковатыми щетинками, разносятся млекопитающими. Семена мареновых требуют для прорастания от одной недели до нескольких месяцев. У некоторых видов они прорастают на материнском растении.

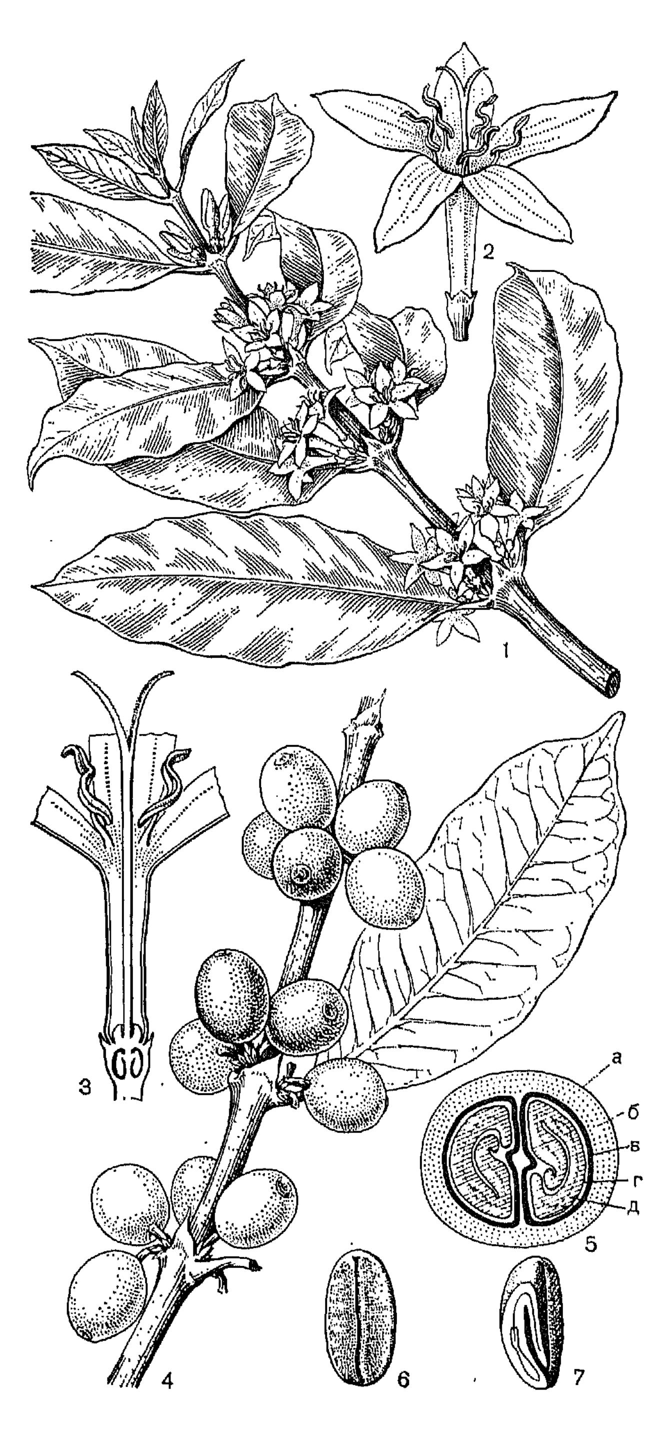



Рис. 185. Кофейное дерево аравийское (Coffea arabica):

*1* — цветущий побег; *2* — цветок; *3* — продольный разрез цветка; *4* — фрагмент побега с плодами; *5* — поперечный разрез плода с двумя семенами; *а* — экзокарпий, *б* — мезокарпий, *в* — эндокарпий (пергаментная оболочка), *г* — семенная кожура (серебристая пленка), *д* — эндосперм; *6* — семя без семенной кожуры; *7* — продольный разрез семени (виден зародыш).

Ареал этого обширного семейства охватывает все континенты, за исключением Антарктиды, протягиваясь от арктических стран на севере (подмаренник) до Огненной Земли, Фолклендских островов и острова Тристан-да-Кунья на юге (подмаренник, нертера). В тропиках виды почти космополитного рода подмаренник (400 видов) встречаются высоко в горах, поднимаясь до 4350 м над уровнем моря. Наибольшее разнообразие мареновых наблюдается в тропических областях, где сосредоточено подавляющее большинство родов и видов. Наряду с монотипными или олиготипными родами (а их почти половина в семействе) имеется немало крупных, богатых видами родов, как пантропический род психотрия (700), широко распространенные в тропических странах *иксора* (Ixora, 400) и рандия (200—300), ограниченные Старым Светом гардения (250) и паветта (400) или приуроченные к Новому Свету *ронделетия* (Rondeletia, 120) и *паликурея* (Palicourea, 200).

Многие мареновые произрастают во влажных низинных и горных тропических лесах, встречаясь часто в подлеске или нижнем древесном ярусе, реже достигают верхнего полога леса. Они обычны по берегам рек, на опушках, в заболоченных лесах или на болотах. Некоторые виды растут на морских побережьях, по берегам эстуариев, на мангровых болотах. Многие мареновые приспособились к жизни в областях с резко выраженным сухим сезоном. Они встречаются в африканских саваннах, южноамериканских кампосах, сухих тропических лесах, зарослях жестколистных кустарников и даже в полупустынях и пустынях. Многие виды произрастают в горах, иногда на больших высотах. Мареновые нередки и во вторичных формациях. Некоторые виды широко расселились по земному шару как сорные растения.

Мареновые — вполне естественное семейство. Оно состоит из 5 подсемейств, двум из них — цинхоновым (Cinchonoideae) и мареновым (Rubioideae) — принадлежит большинство видов. Различение подсемейств во многом основано на наличии или отсутствии рафидов (игольчатых кристаллов оксалата кальция), строении волосков, семенной кожуры, морфологии пыльцевых зерен.

Подсемейство цинхоновых включает деревья, кустарники, лианы, редко травы тропических областей обоих полушарий. Важнейшие роды его — хинное дерево, *митрагина* (Mitragyna), ункария, ронделетия, *науклея* (Nauclea), муссенда.

У представителей небольшого подсемейства геттардовых (Guettardoideae) семена без эндосперма (или лишь со следами эндосперма). Это деревья или кустарники тропических областей. Важнейший род подсемейства *геттарда* (Guettarda) включает свыше 80 видов, распространенных главным образом в тропической Америке.

Видам подсемейства иксоровых (Ixoroideae) свойствен особый механизм опыления (см. выше). Это деревья и кустарники тропических стран Старого и Нового Света. Среди важнейших родов подсемейства — *кофейное дерево* (Coffea, табл. 48), иксора, рандия, паветта.

Самое крупное подсемейство — мареновые (Rubioideae) отличается от других подсемейств присутствием рафидов и диморфной гетеростилии. Роды психотрия, *гамелия* (Hamelia), *паэдерия* (Paederia), моринда, *фарамея* (Faramea) — деревья, кустарники или лианы тропических областей. Трибы мареновых, антоспермовых и гедиотовых (Hedyotideae) с преобладанием травянистых форм распространены главным образом в умеренной зоне северного и южного полушария.

Подсемейство энрикезиевых (Henriquezioideae) с 2 небольшими бразильскими родами энрикезия и *платикарпум* (Platycarpum) значительно отличается от остальных мареновых зигоморфным двугубым венчиком, отсутствием эндосперма, а также строением спермодермы и спородермы и иногда рассматривается как отдельное семейство, сближаемое с бигнониевыми (Bignoniaceae).

Семейство мареновых богато полезными растениями, важнейшими из которых являются кофейное дерево и *хинное дерево* (Cinchona). Род Coffea насчитывает 40 видов в тропических областях Старого Света, главным образом в Африке. Наибольшее экономическое значение имеет *кофейное дерево аравийское* (C. arabica, рис. 185), широко культивируемое во многих странах земного шара. Родина этого расте-

Рис. 186. Мареновые.

Хинное дерево Леджера (Cinchona ledgeriana): *1* — побег с цветками; *2* — продольный разрез цветка длинностолбиковой формы; *3* — продольный разрез цветка короткостолбиковой формы; *4* — фрагмент побега с плодами; *5—6* — крылатые семена (*5* — натуральная величина; *6* — увелич.). Муссенда краснолистная (Mussaenda erythrophylla); *7* — цветущий побег, видны листовидно разросшиеся лопасти чашечки; *8* — продольный разрез цветка; *9* — столбик с двулопастным рыльцем; *10* — тычинка; *11* — молодой плод; *12* — поперечный разрез завязи.

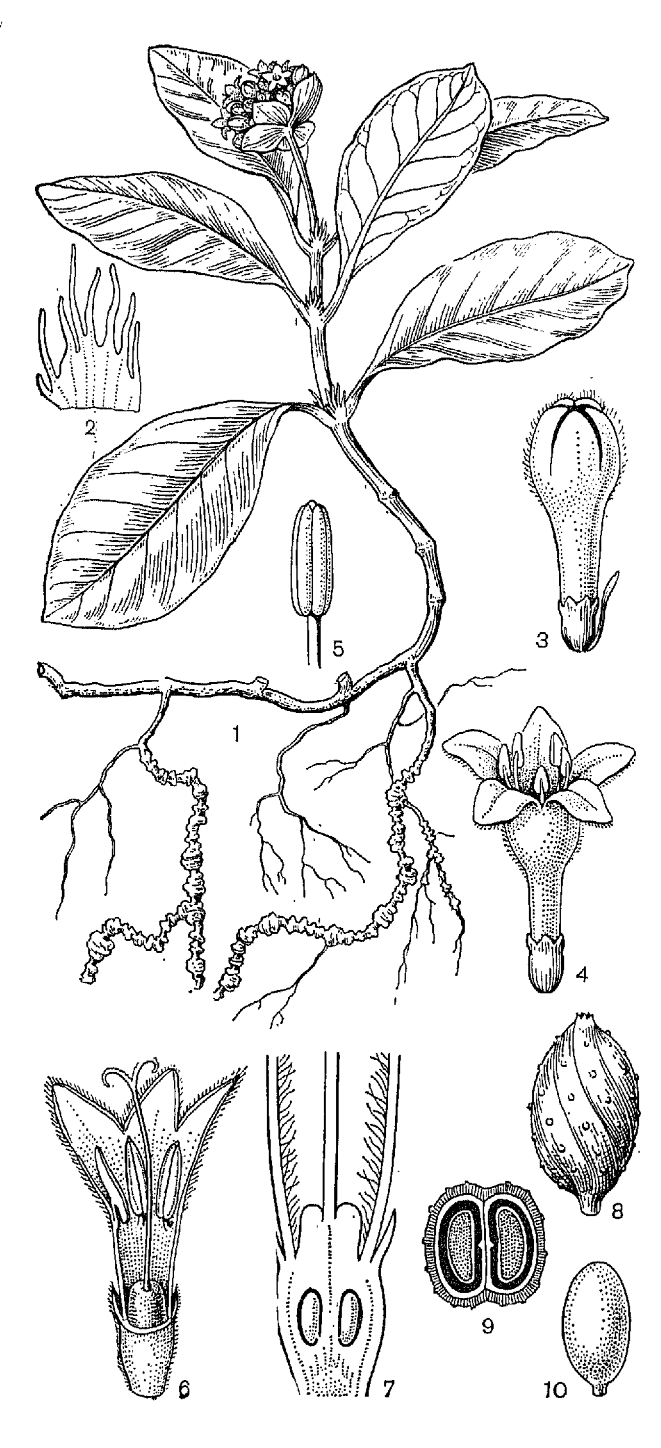



Рис. 187. Ипекакуана (Cephaëlis ipecacuanha):
*1* — общий вид цветущего растения; *2* — прилистник; *3* — бутон; *4* — короткостолбиковый цветок; *5* — тычинка; *6* — продольный разрез длинностолбикового цветка; *7* — продольный разрез гинецея; *8* — плод; *9* — поперечный разрез плода; *10* — семя.

ния — Эфиопия, где и теперь в речных долинах Абиссинского нагорья на высоте 1000—2000 м над уровнем моря можно встретить заросли кофейного дерева. Это вечнозеленый кустарник или деревце высотой не более 8—10 м. Семена содержат алкалоид кофеин, которому кофе обязан своим тонизирующим действием. В небольшом количестве культивируются и некоторые другие африканские виды этого рода.

Хинное дерево включает также около 40 видов. Они произрастают в Андах Южной Америки между 10° с. ш. и 19° ю. ш. на обрывистых, трудно доступных восточных склонах гор на высоте от 1000 до 3300 м над уровнем моря. Это вечнозеленые деревья высотой до 25 м, реже кустарники. Горькая кора содержит до 30 различных алкалоидов, важнейшим из которых является хинин — целебное средство при лечении малярии. Из нескольких ценных культивируемых видов *хинное дерево Леджера* (Cinchona ledgeriana, рис. 186), родом из Боливии — самый богатый алкалоидами вид. Для лечения малярии применяют также кору некоторых других мареновых.

*Рвотный корень*, или *ипекакуана* (Cephaëlis ipecacuanha, Psychotria ipecacuanha, рис. 187),— важнейшее лекарственное растение. Это невысокий полукустарник девственных тенистых лесов Бразилии, Колумбии и Центральной Америки. Четковидные корни этого растения содержат эметин, цефаэлин и другие алкалоиды. Как заменители ипекакуаны, применяют некоторые другие мареновые, содержащие эметин.

Листья и молодые побеги малайской лианы *гамбир* (Uncaria gambir) — ценный источник дубильных веществ, используемых при выделке кож. Целый ряд мареновых хорошо известен как красильные растения (например, виды моринды и гардении). С незапамятных времен культивируют *марену красильную* (Rubia tinctorum) — средиземноморское растение, корневища которого содержат красную краску — крапп. Получаемые тона красного цвета для ковров, тканей и живописи сохраняются в течение столетий.

Некоторые тропические виды культивируют из-за съедобных плодов. Используют древесину ряда мареновых (например, африканской *билинги* — Nauclea diderrichii).

Многие мареновые известны как красивейшие декоративные растения (виды иксоры, *бувардии* — Bouvardia, *портландии* — Portlandia, рандии и др.). К наиболее излюбленным растениям в культуре относится *гардения жасминовидная* (Gardenia jasminoides) с крупными белыми душистыми, часто махровыми цветками. В Китае и Японии цветки гардении используют для ароматизации чая.

## СЕМЕЙСТВО КУТРОВЫЕ (APOCYNACEAE)

Жителям внетропических стран семейство кутровые знакомо по двум широко культивируемым декоративным растениям — *олеандру* (Nerium oleander) и *барвинку малому* (Vinca minor). И действительно, подавляющее большинство видов этого семейства (их около 2000, принадлежащих к 180—200 родам) сосредоточено в тропических странах обоих полушарий, где они представлены разнообразными жизненными формами. Из последних среди кутровых значительно преобладают деревянистые лианы, обычно вьющиеся, реже лазящие с помощью видоизмененных в усики соцветий (например, у многих видов *ландольфии* — Landolphia). Прямостоячих деревьев и кустарников не так уж много, хотя в родах *раувольфия* (Rauvolfia), *аспидосперма* (Aspidosperma) и *альстония* (Alstonia) имеются довольно высокие деревья. Из кустарниковых кутровых можно отметить южноавстралийский эрикоидный (вересковидный) кустарник *нотонериум* (Notonerium) и колючие растопыренно разветвленные кустарники из рода карисса (Carissa).

Среди кутровых имеются также крайне своеобразные полудревесные жизненные формы. Таковы виды бразильского кампоса (саванноподобной растительности) из родов *макросифония* (Macrosiphonia), *родокаликс* (Rhodocalyx) и *дипладения* (Dipladenia) с клубневидно утолщенным основанием ствола, служащим хранилищем воды и крахмала. Не менее замечательны африканские суккулентные виды из родов *адениум* (Adenium) и *пахиподиум* (Pachypodium). Так, *адениум тучный* (A. obesum) из Кении имеет клубнеподобный ствол, от верхней части которого отходят короткие, но довольно толстые ветви, несущие немного мясистые листья и красные цветки в немногоцветковых конечных соцветиях. У *пахиподиума Лила* (P. lealii) из Анголы толстые, почти конические стволы, как и ветви, густо покрыты колючками, листья ко времени цветения обычно опадают, что делает облик цветущего растения еще более оригинальным.

Многолетние травянистые виды обычного облика имеются лишь в 6 родах кутровых, в том числе встречающихся и в СССР родах барвинок и *кендырь* (Trachomitum). Растущий на степных склонах юга европейской части СССР *барвинок травянистый* (Vinca herbacea) имеет ежегодно отмирающие до основания, стелющиеся по земле стебли, в то время как у более известного барвинка малого (V. minor) они в нижней части одревесневают.

Листья кутровых цельные и цельнокрайние, почти всегда без прилистников, расположенные большей частью супротивно, реже мутовчато (например, у раувольфии) или очередно (у адениума и пахиподиума). В пазухах листьев *табернемонтаны* (Tabernaemontana) имеются особые желёзки, выделения которых как бы лакируют близлежащие части растения. Для кутровых очень характерно наличие в листьях и других органах канальцев, содержащих млечный сок, латекс, нередко с довольно высоким процентом каучука.

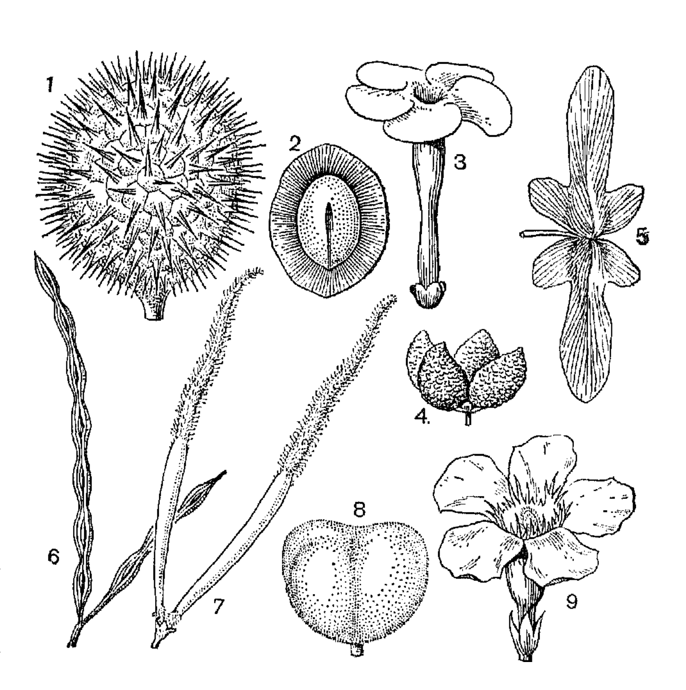


Рис. 188. Кутровые.

Аллеманда слабительная (Allemanda cathartica): *1* — плод; *2* — семя. Многоплодник безрожковый (Pleiocarpa mutica); *3* — цветок; *4* — плод. Камерария широколистная (Cameraria latifolia); *5* — плод (вид сверху). Кондилокарпон раувольфиевый (Condylocarpon rauvolfiae); *6* — плод. Анехитес липучковый (Anechites lappulacea); *7* — плод. Раувольфия сердцеплодная (Rauvolfia cardiocarpa); *8* — плод. Олеандр обыкновенный (Nerium oleander); *9* — цветок.

Цветки кутровых (рис. 188, 189, табл. 49) всегда обоеполые, обычно актиноморфные (сильно зигоморфные у *кондилокарпона* — Condilocarpon) и 5-членные (лишь 3 небольших рода имеют 4-членные цветки). Обычно они собраны в метелкообразные, кистевидные или щитковидные соцветия, реже расположены по одному на верхушках ветвей или в пазухах листьев (например, у барвинка). Чашечка обычно почти до основания рассечена и нередко имеет у основания долей с их внутренней стороны железистые чешуйки. Венчик может быть трубчатым, воронковидным, колокольчатым или блюдцевидным и имеет почти всегда скрученные в почкосложении доли. В его обычно волосистой с внутренней стороны трубке часто имеются чешуевидные придатки, иногда лепестковидные и далеко выступающие из зева венчика (напри-

мер, у олеандра). Тычинки прикреплены к трубке венчика, чередуясь с его долями, и имеют очень короткие нити. Лишь в цветках азиатской лианы *бюмонтии* (Beaumontia) пыльники на длинных нитях далеко выступают из трубки венчика. У мексиканской лианы *тенардии пышноцветущей* (Thenardia floribunda) встречается другая особенность в строении тычинок: их нити срастаются в короткую трубку. Пыльники могут быть двух типов, которым придается большое значение при делении кутровых на подсемейства. У более примитивного подсемейства плюмиеровых (Plumieroideae) пыльники вполне свободные или лишь соприкасаются с рыльцевой головкой гинецея; все 4 гнезда у них одинаково развитые и содержат пыльцу. У видов более высоко специализированного подсемейства кутровых (Apocynoideae) тесно сближенные друг с другом пыльники своей внутренней стороной очень тесно примыкают к рыльцевой головке или даже слипаются с ее расширенной частью. Кроме того, их наружные гнезда лишены пыльцы и оттянуты в довольно длинные хвостовидные придатки.

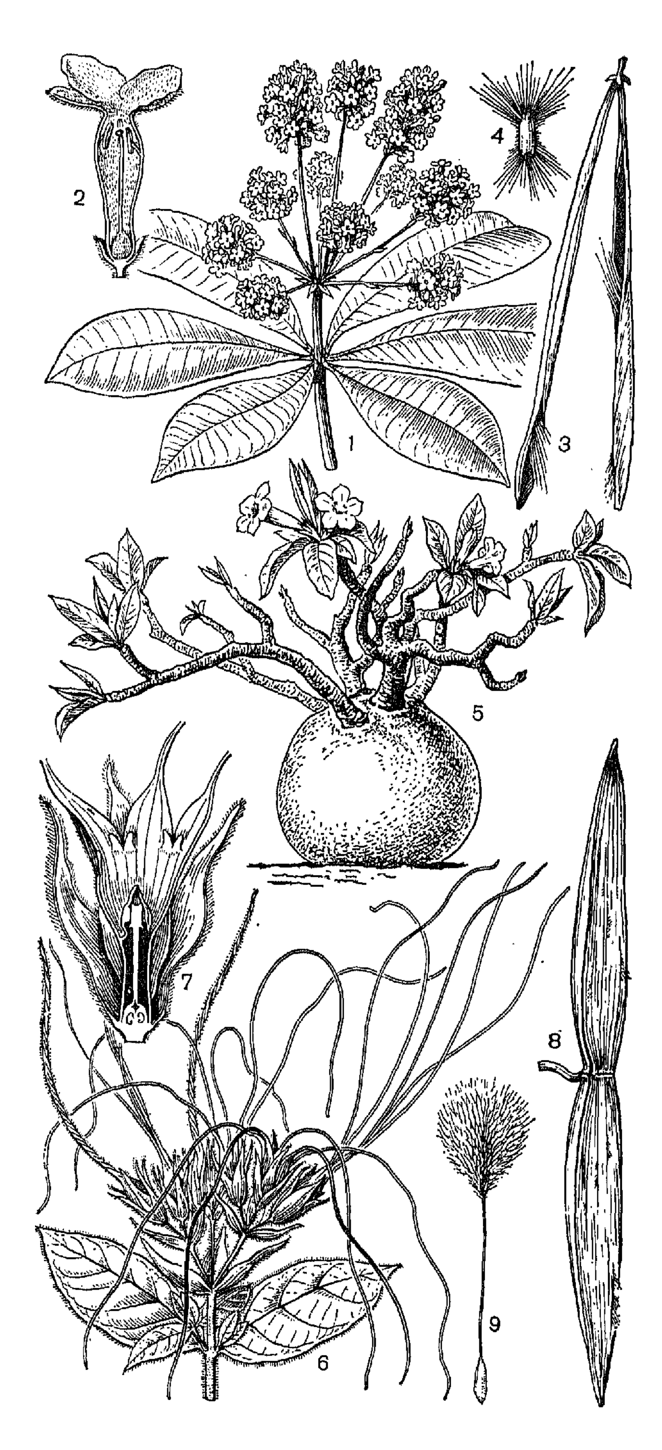


Рис. 189. Кутровые.

Альстония малайская (Alstonia scholaris): *1* — верхушка цветущей ветви; *2* — цветок на продольном разрезе; *3* — раскрывшийся плод; *4* — семя. Адениум тучный (Adenium obesum): *5* — общий вид растения. Строфант жестковолосистый (Strophanthus hispidus): *6* — верхушка цветущей ветви; *7* — продольный разрез цветка; *8* — плод; *9* — семя.

Апокарпный, реже синкарпный гинецей цветка кутровых образован 2, редко (триба плейокарповых — Pleiocarpeae) 3—5 плодолистиками. Обычно плодолистики по всей или почти по всей длине свободны, но их стилодии всегда срастаются между собой в столбик, заканчивающийся сильно утолщенной рыльцевой головкой — одной из характерных особенностей цветка кутровых. От обычного рыльца она отличается тем, что покрытая клейкими выделениями, воспринимающая пыльцу поверхность головки (т. е. собственно рыльце) находится не в верхней ее части, а по бокам ее или еще ниже, под кольцеобразным расширением рыльцевой головки и обычно против отверстий в конусообразном футляре, образованном над рыльцевой головкой тесно сближенными пыльниками.

Все кутровые — насекомоопыляемые растения. Как уже отмечалось выше, в цветках этого семейства рыльцевая головка обычно прикрыта сверху как бы крышей из пыльников. Насекомые с хоботком, достаточно длинным для того, чтобы достать нектар у основания завязи (обычно перепончатокрылые, мухи или бабочки), просовывают хоботок в одно из 5 отверстий между тычиночными нитями ниже сомкнутых пыльников и прежде всего попадают им на участок рыльцевой головки, покрытый клейкими выделениями. Когда же насекомое вынимает из отверстия обмазанный этими выделениями хоботок, к нему прилипает порция пыльцы из близлежащих пыльцевых гнезд. При посещении насекомым следующего цветка часть этой пыльцы прилипает к воспринимающей пыльцу поверхности

его рыльцевой головки. Таким образом осуществляется перекрестное опыление.

Плоды большинства кутровых (особенно из подсемейства кутровых) состоят из 2 вскрывающихся по брюшным швам листовок. Довольно многочисленные семена в них обычно снабжены летучкой из волосков или крыловидной каймой, увеличивающих их парусность, и распространяются с помощью ветра. Однако многие роды подсемейства плюмиеровых имеют мясистые, обычно нераскрывающиеся плоды и распространяются эндозоохорно. Таковы, например, крупные, апельсиноподобные плоды *табернемонтаны померанцевой* (Tabernaemontana aurantiaca), образующиеся только из одного плодолистика (второй плодолистик у этого вида редуцируется). Экзозоохорно (на шерсти животных) распространяются также невскрывающиеся односеменные части плода кубинской лианы *анехитеса липучкового* (Anechites lappulacea), покрытые в верхней части мелкими крючковидно изогнутыми шипиками. Не вскрываются также крылаткоподобные половинки плодов *камерарии* (Cameraria) — прямостоячего кустарника с Антильских островов. У южноамериканских лиан из рода *кондилокарпон* (Condylocarpon) части плода имеют глубокие перетяжки и распадаются на односемянные членики, снабженные пробковой тканью и распространяющиеся с помощью водных потоков.

Синкарпные плоды, образованные 2 сросшимися по всей длине плодолистиками, имеются лишь у некоторых родов подсемейства плюмиеровых. Они могут быть или невскрывающимися мясистыми, или вскрывающимися коробочкообразными. Мясистые плоды *церберы мангас* (Cerbera manghas), окутанные сетчато-волокнистыми оболочками, могут долгое время плавать в морской воде, не теряя всхожести. Этим объясняется широкое распространение этого вида по морским побережьям от Мадагаскара до Новой Гвинеи. Из синкарпных плодов-коробочек можно отметить плоды американского рода *аллеманда* (Allemanda), густо покрытые шипами и напоминающие по облику каштаны.

Многие виды кутровых имеют существенное хозяйственное значение в тропиках. Некоторые из них введены в культуру ради съедобных плодов, отличающихся приятным вкусом. Сюда принадлежат, например, плоды нескольких видов ландольфии, напоминающие по внешнему виду, а часто и по вкусу плоды цитрусовых. В Южной Америке славятся по своим вкусовым качествам плоды видов рода *коума* (Couma) и *ханкорнии прекрасной* (Hancornia speciosa). Можно отметить еще культивируемые в Юго-Восточной Азии ради плодов лиану *виллугбейю съедобную* (Willughbeia edulis) и колючий кустарник *кариссу кавандас* (Carissa cavandas), служащий одновременно живой изгородью.

Представители многих родов кутровых прежде использовались для получения каучука. Особенно ценными каучуконосами являются многие виды африканских родов ландольфия и *клитандра* (Clitandra), ханкорния прекрасная, виды виллугбейи. Очень ценную из-за твердости и красивой белой окраски древесину дает *«белое квебрахо»* (Aspidosperma quebracho-blanco), кора которого содержит не менее ценные дубильные вещества. Напротив, очень легкую и мягкую древесину дают виды альстонии. Кроме того, кутровые богаты алкалоидами и другими веществами, используемыми для изготовления лекарственных препаратов. Многие виды раувольфии, в особенности индо-малайская *раувольфия змеиная* (Rauvolfia serpentina), содержат более 20 различных алкалоидов, которые входят в состав таких лекарств, как резерпин и раупатин. Из семян и корней африканского *строфанта приятного* (Strophanthus gratus) и некоторых других видов этого рода получают ядовитый гликозид строфантин, входящий в состав лекарств, поддерживающих сердечную деятельность. Туземцы многих стран использовали сильно ядовитые вещества различных представителей кутровых (адениума, строфанта и др.) для ядовитых стрел.

Среди кутровых имеется также немало декоративных растений с красивыми, нередко душистыми цветками, однако значительное большинство их не выходит за пределы тропиков. В Европе, в том числе и на юге европейской части СССР, довольно широко культивируется в качестве газонного и бордюрного растения стелющийся вечнозеленый полукустарничек барвинок малый с довольно крупными голубыми, реже розовыми или белыми цветками. Но особенной известностью среди декоративных кутровых пользуется высокий вечнозеленый кустарник олеандр — одно из старейших культивируемых растений Средиземноморья. В более северных районах он является одним из наиболее распространенных комнатных растений. Содержащийся в листьях олеандра гликозид используют при заболеваниях сердечных мышц. Используемые для изготовления сердечных лекарств гликозиды содержит также культивируемый во многих странах, в том числе и в СССР, американский травянистый вид *кутра коноплевая* (Apocynum cannabinum), прочные и гибкие стеблевые волокна которой идут на изготовление веревок, рыболовных сетей и грубых тканей. В качестве ценных волокнистых растений используют также виды очень близкого к кутре и нередко объединяемого с этим родом евразиатского рода кендырь.

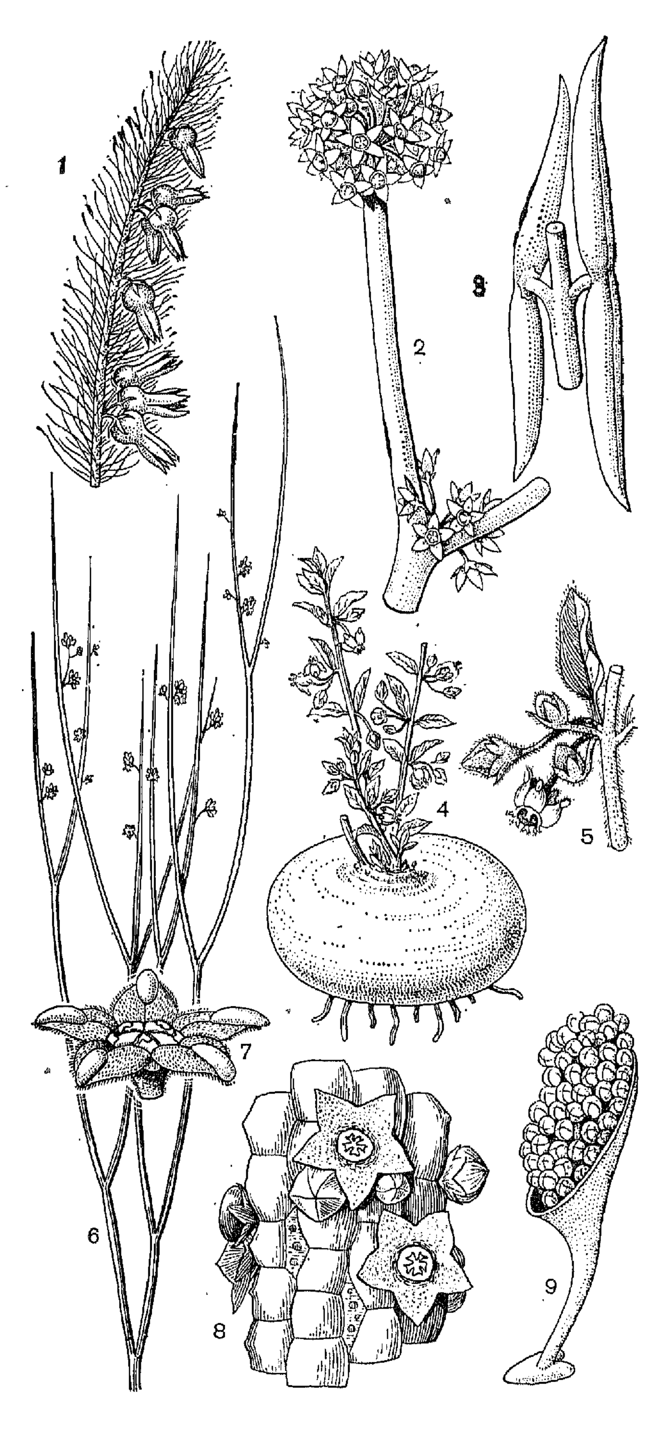



Рис. 190. Ластовневые.

Хемипогон щетинолистный (Hemipogon setaceus): *1* — часть цветущей ветви. Саркостемма кислая (Sarcostemma acidum); *2* — часть цветущей ветви; *3* — плоды. Анизотома Арнотта (Anisotoma arnottii); *4* — общий вид растения; *5* — часть ветви с соцветием. Лептадения пиротехническая (Leptadenia pyrotechnica); *6* — цветущая ветвь; *7* — цветок. Ехиднопсис Вирхова (Echidnopsis virchowii); *8* — часть стебля с цветками. Филлантера двураздельная (Phyllanthera bifida); *9* — транслятор с тетрадами пыльцы.

## СЕМЕЙСТВО ЛАСТОВНЕВЫЕ (ASCLEPIADACEAE)

Очень близкое к кутровым семейство ластовневых, или ласточниковых, сходно с кутровыми и по своему географическому распространению. Лишь немногие из примерно 250 родов и 2000 видов этого семейства распространены за пределами тропиков, исключая очень богатую ластовневыми Южную Африку. В Арктике и в значительной части северной лесной зоны, а также в Новой Зеландии ластовневые полностью отсутствуют.

Подобно кутровым в семействе ластовневых преобладают вьющиеся и лазящие лианы с более или менее одревесневающими стеблями. Высоких прямостоячих кустарников среди них немного, еще реже встречаются высокие деревья (индийская *утлерия иволистная* — Utleria salicifolia). Довольно широко представлены жизненные формы, приспособленные к обитанию в условиях засушливого климата. Сюда принадлежат, например, такие безлистные или почти безлистные прутьевидные кустарники с членистыми ветвями, как *обвойник хвойникоподобный* (Periploca ephedroides) и *лептадения пиротехническая* (Leptadenia pyrotechnica, рис. 190, *6* и *7*). Высушенные стебли последнего вида, широко распространенного в пустынях Африки и Юго-Западной Азии, очень легко воспламеняются и горят ярким пламенем, вполне оправдывая свое видовое название. Не менее оригинальны *деканема Боже* (Decanema bojerianum) с Мадагаскара — высокий лазящий кустарник с редуцированными до мелких чешуй листьями и виды *саркостеммы* (Sarcostemma) — безлистные лежачие или вьющиеся кустарники с членистыми стеблями, распространенные в тропиках Старого Света (рис. 190, *2* и *3*). В бразильском кампосе (саванноподобной группировке растительности) встречается эрикоидное полудерево *хемипогон щетинолистный* (Hemipogon setaceus), травянистые ветви которого отходят от толстого одревесневшего стволика и густо покрыты очень узкими, хвоеподобными листьями (рис. 190, *1*).

Из довольно многочисленных травянистых многолетников, к которым принадлежит большинство ластовневых флоры СССР, многие африканские и другие виды имеют крупные клубни или репообразно утолщенное основание стебля, например южноафриканская *анизотома Арнотта* (Anisotoma arnottii, рис. 190, *4* и *5*). Очень характерно для ластовневых и широкое распространение в пределах этого семейства суккулентов, как листовых, так и стеблевых, нередко совсем лишенных листьев. К листовым суккулентам могут быть отнесены многие из культивируемых в оранжереях и комнатах видов родов *хойя* (Hoya) и *церопегия* (Ceropegia,

табл. 50) с относительно небольшими мясистыми листьями. В пределах последнего из этих родов известны и стеблевые суккуленты, однако особенно замечательны в этом отношении африканские роды *стапелия* (Stapelia, табл. 50), *худия* (Hoodia), *трихокаулон* (Trichocaulon), *ехиднопсис* (Echidnopsis, рис. 190, *8*) и другие, имеющие кактусообразную жизненную форму. Листья у этих растений видоизменены в чешуйки или колючки, располагающиеся на более или менее вздутых бугорках, называемых листовыми подушками. Эти бугорки обычно образуют правильные продольные ряды, но у некоторых родов с клубнеобразными стеблями (например, у трихокаулона) эта правильность может нарушаться, бугорки становятся уплощенными в виде щитков, а вся поверхность стеблей выглядит как бы панцирной. В отличие от кактусов одиночные или немногочисленные, иногда довольно крупные (у стапелий диаметром до 30 см) цветки ластовневых — стеблевых суккулентов — расположены не в пазухах видоизмененных листьев, а в бороздах между рядами бугорков.

К наиболее оригинальным в биологическом отношении ластовневым принадлежат также некоторые азиатско-австралийские виды дисхидии, особенно *дисхидия Раффлеза* (Dischidia rafflesiana, рис. 191). Эта эпифитная, часто растущая высоко на стволах деревьев травянистая лиана имеет листья двух родов: одни — немного мясистые листья обычного облика; другие — видоизмененные в своеобразные мешковидные органы, служащие хранилищами для воды, а иногда также жилищами для муравьев и образованные завернутыми на нижнюю сторону и сросшимися между собой краями листовой пластинки. У обычно обращенного кверху основания такого мешковидного листа имеется широкое, окаймленное валиком отверстие, в которое входят сильно разветвленные воздушные корни, отходящие от стебля близ основания листа и всасывающие попадающую в него во время дождей воду.

Невидоизмененные листья ластовневых довольно однотипны. Они почти всегда супротивные, редко мутовчатые или очередные (у хемипогона щетинолистного), без прилистников или с рудиментами прилистников, с цельными и цельнокрайними, реже близ основания лопастными или неправильно зубчатыми пластинками. Как и для кутровых, для ластовневых очень характерно наличие в листьях и стеблях канальцев, содержащих млечный сок латекс.

Обоеполые и 5-членные, почти всегда актиноморфные цветки ластовневых обычно мелкие и собраны в различного рода соцветия, имеющие вид зонтика или пучкообразной кисти. Как

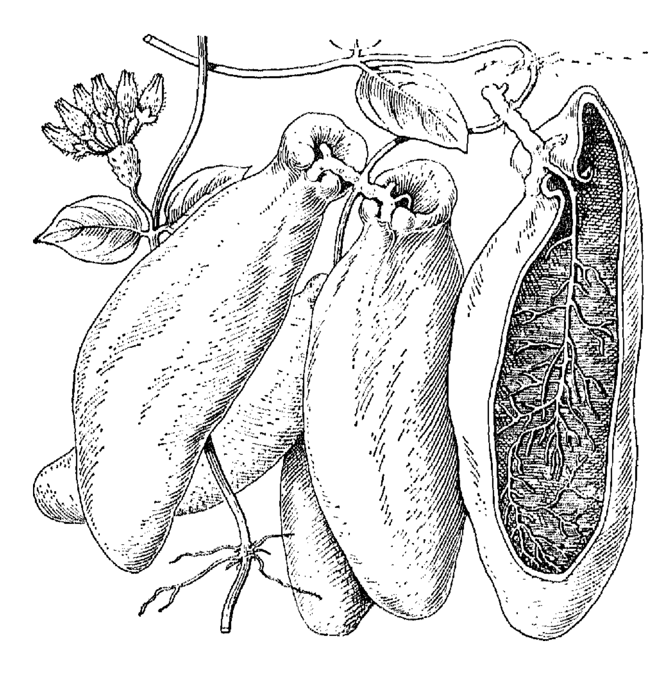


Рис. 191. Мешковидные листья дисхидии Раффлеза (Dischidia rafflesiana): воздушные корни, заходящие в полость листа.

правило, такие соцветия располагаются в пазухе только одного из 2 супротивных листьев, что связано, по-видимому, с широким распространением в пределах семейства жизненной формы — вьющейся лианы. Однако имеются и роды с одиночными или немногими пучковидно расположенными цветками, обычно имеющими более крупные размеры. Чашечка в цветке ластовневых построена очень однообразно, обычно почти до основания рассеченная, и имеет относительно небольшие размеры. Значительно более изменчива форма венчика, который часто бывает колесовидным, но нередко имеет и более длинную трубку, становясь тогда воронковидным или колокольчатым. Его лопасти или доли бывают в почкосложении скрученными или створчатыми. В последнем случае они иногда срастаются своими верхушками, в результате чего образуется крайне своеобразная форма венчика, особенно характерная для многих видов церопегии, венчики которых похожи на ажурные фонарики с 5 боковыми отверстиями в их верхней части (табл. 50).

Очень обычны в семействе ластовневых усложнения в строении цветков, связанные с образованием внутри венчика одной или нескольких коронок из чешуевидных или лепестковидных, нередко мясистых придатков самого венчика в его зеве, сильно укороченных тычиночных нитей или стерильных частей пыльников. Нередко составляющие коронку придатки

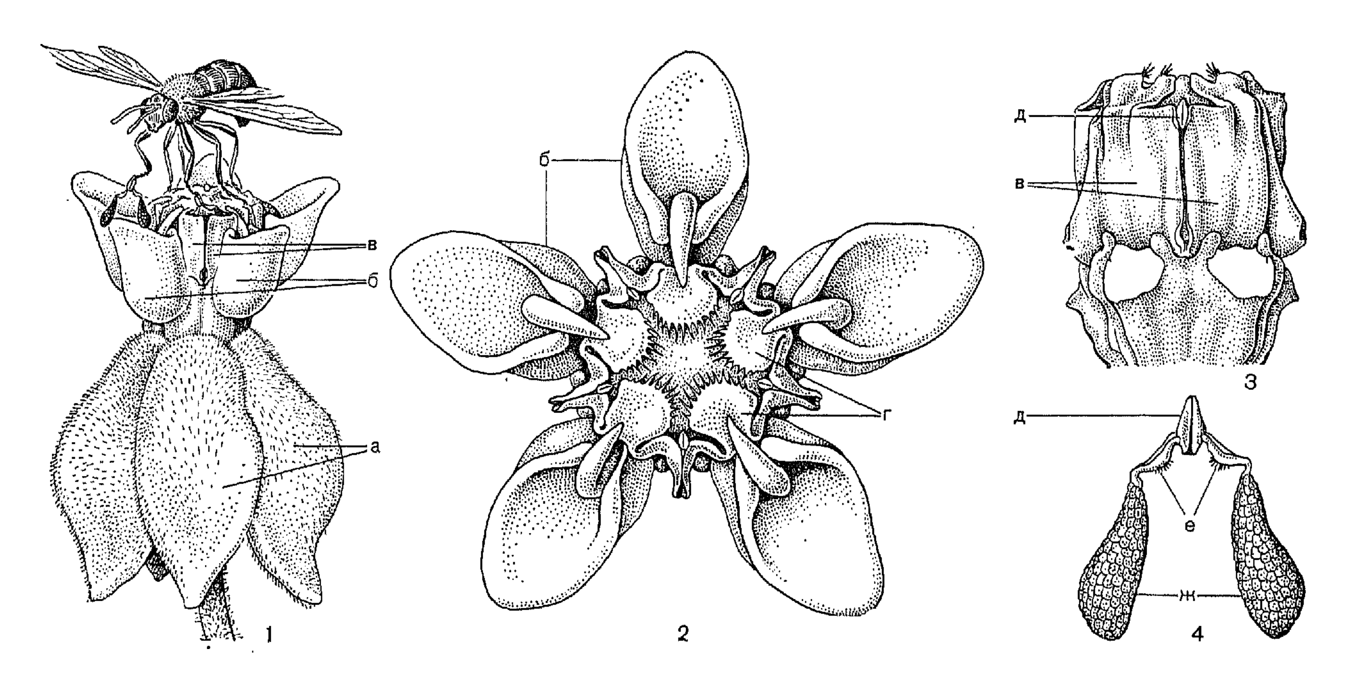



Рис. 192. Ластовень сирийский (Asclepias syriaca):

*1* — цветок (вид сбоку); *2* — цветок (вид сверху); *3* — гиностегий с удаленной коронкой сбоку; *4* — транслятор с поллиниями; *а* — доли венчика; *б* — листочки коронки; *в* — пыльники; *г* — верхушки пыльников; *д* — корпускула; *е* — ножки транслятора; *ж* — поллинии.

срастаются между собой, как бы образуя второй, внутренний венчик (например, у южноафриканской *диплоциаты ресничатой* — Diplocyatha ciliata). В ряде других случаев эти придатки становятся вместилищами нектара.

Уже формирование коронок в цветках ластовневых связано с их очень высокой специализацией к энтомофилии — опылению с помощью насекомых. Еще в большей степени эта специализация сказывается на других особенностях в строении цветков ластовневых. Это прежде всего образование так называемого гиностегия путем объединения пыльников всех тычинок в кольцо, прирастающее к утолщенной верхушке очень короткого столбика, называемой рыльцевой головкой, или только слипается с ней. Воспринимающая пыльцу поверхность рыльцевой головки, т. е. собственно рыльце, находится не на ее верхушке, как это обычно бывает в других семействах цветковых растений, а на ее нижней стороне в виде 5 ясно отграниченных от остальной поверхности головки участках. Таким образом, в цветке ластовневых рыльце оказывается прикрытым сверху пятигранной конусовидной колонкой (или столбиком) из пыльников.

Очень существенные различия в строении пыльников имеются у 2 подсемейств ластовневых, нередко принимаемых за самостоятельные семейства. У более примитивного подсемейства обвойниковых (Periplocoideae) пыльцевые зерна в 4 гнездах пыльников объединены в довольно многочисленные тетрады — группы из 4 зерен, а у подсемейства ластовневых (Asclepiadoideae) все микроспоры каждого из 2 фертильных гнезд пыльников объединены в мешочковидные комочки, называемые поллиниями. Кроме того, оба подсемейства имеют разное строение свойственных только ластовневым особых переносчиков пыльцы, так называемых трансляторов, расположенных в щелях между пыльниками и образованных из затвердевших выделений специальных желёзок на рыльцевой головке. У обвойниковых трансляторы имеют ложкообразную или воронковидную форму и оканчиваются ножкой с липким диском (рис. 190, *9*). У подсемейства ластовневых (рис. 192) они состоят из зажимающего срединного тельца, или «корпускулы», от которой отходит пара ножек, прикрепляющихся к поллиниям правого и левого гнезд 2 соседних пыльников. Детали строения таких трансляторов могут значительно варьировать. Так, у *статмостельмы* (Stathmostelma) ножки трансляторов второго типа сильно расширены, вогнуты и значительно крупнее поллиниев. У *секамоне* (Secamone) все 4 гнезда пыльников развиты и трансляторы несут не 2, а 4 поллиния.

В цветках большинства ластовневых нектар доступен короткохоботковым насекомым — обычно перепончатокрылым или мухам. Цветки стапелий и некоторых других суккулентных

родов, имеющие запах падали, а нередко и по окраске напоминающие гнилое мясо, опыляются преимущественно крупными мясными мухами. Отмечены даже случаи, когда мухи по ошибке откладывали яички в такие цветки.

У обвойниковых (например, у обычного в Средиземноморье *обвойника греческого* — Periploca graeca) способ опыления напоминает способ опыления цветков у многих орхидей. Насекомое, отыскивая нектар, касается головкой липкого диска транслятора и улетает с цветка, унося на головке приклеившийся к ней транслятор с тетрадами пыльцы в его расширенной части. При посещении другого цветка расширенная часть транслятора оказывается против воспринимающего пыльцу участка рыльцевой головки и снабжает его пыльцой.

Более сложен и совершенно уникален способ опыления в подсемействе ластовневых (см. рис. 192). Посещая богатый нектаром цветок *ластовня сирийского* (Asclepias syriaca), насекомое стремится закрепиться на гладкой поверхности венчика и гиностегия. Оно наступает в вырезы между нектароносными листочками коронки, но отсюда его снабженные коготками ноги скользят через щели между пыльниками к скрытым в глубине этих щелей корпускулам и зажимаются ими. Стенки стерильных гнезд пыльников служат при этом как бы направляющими плоскостями. Покидая цветок, насекомое уносит на своих коготках трансляторы с поллиниями. Доступ к воспринимающим пыльцу участкам рыльцевой головки, перед которыми находятся так называемые рыльцевые камеры, также открывается через щели между пыльниками. Посещая другой цветок, насекомое вновь попадает ногами в эти щели и заталкивает в рыльцевые камеры поллинии. При вытаскивании ног из щелей ножки транслятора обрываются и поллинии остаются в рыльцевой камере. При этом к ногам насекомого могут прицепиться новые трансляторы с поллиниями.

Подобным же образом происходит опыление цветков и у большинства других представителей подсемейства ластовневых. Однако у обладающих крайне оригинальным строением венчика церопегий опыление осуществляется несколько иным способом, напоминающим хорошо изученный способ опыления у *кирказона* (Aristolochia) из семейства кирказоновых. Мелкие насекомые через боковые отверстия в венчике церопегий попадают в нижнюю, расширенную часть его трубки, где находится относительно небольшой гиностегий, но не могут выйти обратно из-за обращенных вниз волосков в суженной части трубки. Только через день после полного распускания цветков волоски отмирают и насекомые могут выбраться из цветка, унося на себе трансляторы с поллиниями.

Довольно однообразные по строению плоды ластовневых, состоящие из 2 раскрывающихся по брюшному шву листовок, формируются из апокарпного гинецея, 2 плодолистика которого соединены на верхушке рыльцевой головкой. Многочисленные семена с хохолком из более или менее длинных шелковистых волосков распространяются с помощью ветра. У некоторых африканских видов рода *дрежея* (Dregea) ветром распространяются не только семена, но и рано опадающие листовки, снабженные продольными крыловидными выростами.

Хозяйственное значение представителей ластовневых не так уж велико. Происходящее из Северной Америки многолетнее травянистое растение ластовень сирийский культивируется и дичает во многих внетропических странах, в том числе и в СССР. Волокна его стеблей пригодны для изготовления грубых тканей и веревок, волоски семян могут использоваться как заменители ваты, в семенах содержится более 20% технического масла. Кроме того, это ценный засухоустойчивый медонос. Кору американской кустарниковой лианы *кондуранго* (Marsdenia condurango), содержащую ценные гликозиды, применяют как лекарственное средство. Молодые побеги, листья и клубни некоторых африканских видов используют в пищу. В странах Средиземноморья, а в СССР в Крыму и на Кавказе в качестве декоративного растения культивируют кустарниковую лиану — обвойник греческий, кора которого содержит гликозиды и алкалоиды. Из многочисленных оранжерейных и комнатных ластовневых следует в особенности отметить «восковый плющ», или *хойю мясистую* (Hoya carnosa),— вьющийся кустарник с блестящими, немного мясистыми листьями и зонтиками белых или розовых душистых цветков, как бы вылепленных из воска; несколько видов церопегии — лиан с довольно крупными цветками оригинального строения (особенно у *церопегии Сандерсона* — Ceropegia sandersonii); замечательные африканские стеблевые суккуленты из родов стапелия, трихокаулон, ехиднопсис и других, часто культивируемые в специальных оранжереях вместе с кактусами и другими суккулентными ксерофитами.

## СЕМЕЙСТВО ГОРЕЧАВКОВЫЕ (GENTIANACEAE)

Горечавковые — большое семейство, насчитывающее в настоящее время около 80 родов и более 1000 видов. Распространены они по всей Земле. В умеренных широтах и в горах в семействе господствуют однолетние и многолетние травы, в субтропических и тропических областях представлены и полукустарники, кустарники, лианы, деревца высотой до 5 м и не-

большие травянистые сапрофиты. Разнообразие горечавковых и широкий экологический диапазон их видов определяют роль семейства в растительном покрове Земли. Горечавковые можно встретить от тропиков до снегов Арктики; они растут в тундре, в степях, в лесах разных типов и широт, на лугах, болотах, по берегам водоемов, но особенно их много в горах, в альпийских поясах которых они часто господствуют (виды *горечавки* — Gentiana, табл. 51, *сверции* — Swertia и др.). Многим горечавковым свойственны разной формы корневища, иногда мясистые, реповидные, всегда несущие запасы питательных веществ. Стебли их часто простые или ложнодихотомически ветвящиеся, что свойственно многим тропическим видам, а также, например, *золототысячнику* (Centaurium) и другим в умеренных широтах. Листья простые, цельнокрайные, иногда большие, длиной 10—20 см, 5—10 см шириной (например, у некоторых сверций), или совсем мелкие, чешуевидные, часто даже неокрашенные, что свойственно сапрофитным формам; они могут быть сидячими или на черешках, часто широко крылатых, всегда с хорошо развитым или сросшимся влагалищем. Расположение листьев обычно супротивное, но у многих видов сверций очередное, реже листорасположение мутовчатое, а у некоторых горечавок листья в прикорневой розетке. Среди тропических форм есть и вечнозеленые, например распространенный в Андах *крупноплодник* (Macrocarpaea) — деревце высотой 3—5 м, с кожистыми блестящими листьями и др. Характерной анатомической чертой семейства является присутствие в проводящей системе стебля внутренней (интраксилярной) флоэмы.

Соцветия у горечавковых обычно верхоцветные, но иногда их определяют и как бокоцветные, наконец, полагают, что оба типа здесь сочетаются, образуя тирсоидные, пирамидально-метельчатые соцветия, у которых главная ось — моноподий, а боковые ветвятся симподиально. Цветки обычно обоеполые, большей частью 5—4-членные, редко (у некоторых бразильских представителей) они 6-членные, у крымско-кавказской *блэкстонии пронзеннолистной* (Blackstonia perfoliata) — 8-членные, наконец, у американского рода *сабатия* (Sabbatia) — 12-членные. Обычно цветки актиноморфные; лишь у видов палеотропического рода *консора* (Consora) наблюдается слабая зигоморфия. Чашелистики сросшиеся (иногда лишь у самого основания), венчик сростнолепестный, в почкосложении скрученный. Окраска лепестков поражает разнообразием — белая, желтая, розовая, красная, оранжевая, голубая, синяя, а у мексиканского *«цветка смерти»* (Flor del Muerte), как там называют *лизиантус чернеющий* (Lisianthus nigrescens), цветки черные, лишь при некотором освещении они кажутся иногда слабо красноватыми. Часты комбинации цветов окраски венчика. Размеры цветков у горечавковых также разнообразны, чаще длиной от 0,5 до 6—7 см, однако у кустарников из рода *симболантус* (Symbolanthus), растущих в Андах (Колумбия, Эквадор) в мшистых туманных низкорослых лесах на высоте от 3300 до 4500 м (в так называемых «лесах эльфов»), цветки достигают в длину 12,7 см, а у американского *лагенантуса превосходного* (Lagenanthus princeps) они длиной до 18 см. Тычинки в числе лепестков и прирастают нитями к трубке венчика, чередуясь с зубцами его отгиба, нити тычинок обычно тонкие, но у видов сверции, например, они более или менее лентовидные и достигают в ширину 2 мм, резко суживаясь лишь под пыльниками; связники часто значительно разрастаются, образуя разной формы выросты над пыльниками (рис. 196). Пыльники прикрепляются к нитям основанием или серединой (качающиеся), стреловидные; тычинки между собой свободные, но у некоторых сапрофитных родов они срастаются пыльниками. Пыльники обычно открываются щелью на своей наружной, т. е. повернутой от центра цветка к трубке венчика, стороне (экстрорзные). Пыльца бывает свободной или в тетрадах, последнее свойственно членам трибы Helieae, состоящей из 60 американских видов. Гинецей состоит из 2 плодолистиков, паракарпный; завязь с коротким или чаще уже довольно длинным столбиком, несущим двулопастное или головчатое рыльце; рыльца комиссуральные, т. е. расположены по спайкам плодолистиков и при открывании плода половинки рыльца отходят с каждым из них. Однако у *ломатогониума* (Lomatogonium) и у некоторых сверций Гималаев и Тибета (*сверция тибетская* — Swertia tibetia, *сверция Кинга* — S. kingii и др.) столбика вообще еще нет, а воспринимающие поверхности просто низбегают по швам завязи (рис. 194). Завязь верхняя, одногнездная, но париетальные плаценты иногда, разрастаясь к ее центру, могут образовать ложную перегородку. Семязачатков много, они обычно анатропные и только у *галении* (Halenia) ортотропные.

Цветки у горечавковых с разнообразными по происхождению, расположению и форме нектарниками. У большинства видов нектарники развиваются на цветоложе (торальные) у основания завязи (иногда внизу и на ней самой), образуя разной формы валики или род 4—5-лопастного воротничка. У некоторых видов железки развиваются у основания чашелистиков и на их внутренней поверхности (рис. 195). Нектар может выделяться и тычинками. На-

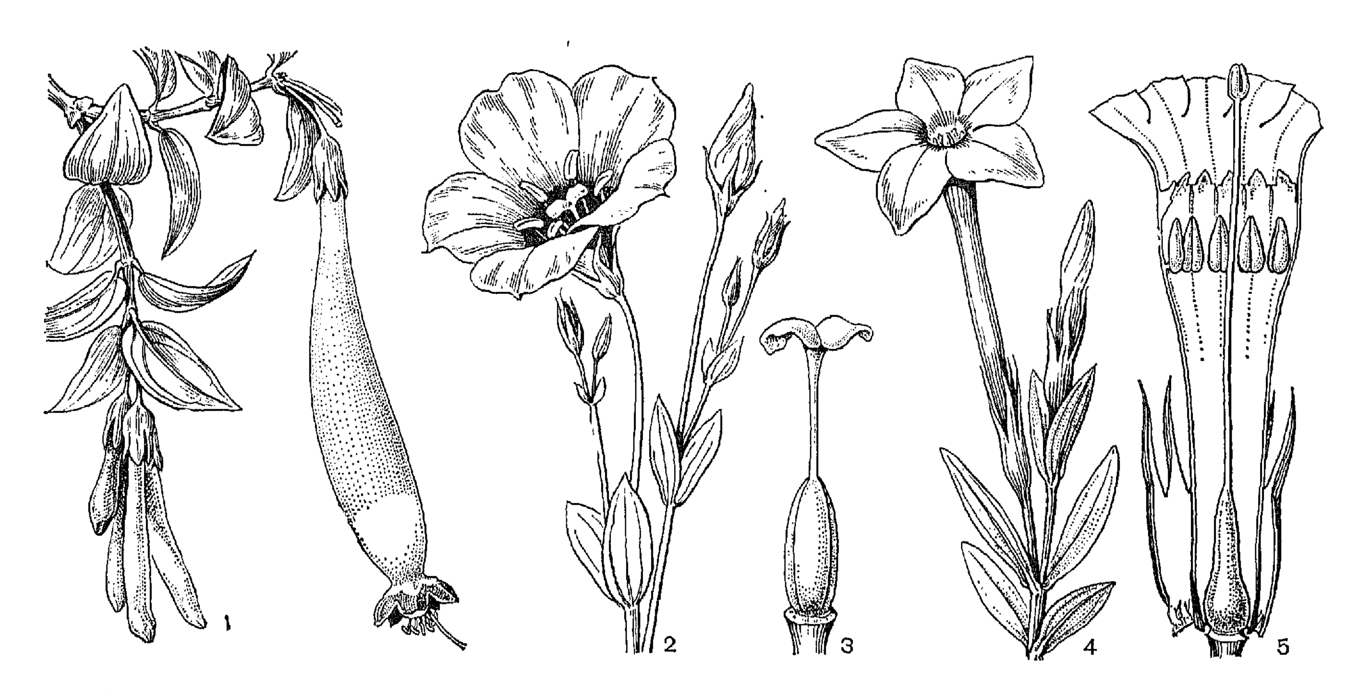



Рис. 193. Горечавковые.

Лагенантус превосходный (Lagenanthus princeps): *1* — цветущий побег. Лизиантус Рассела (Lisianthus russellianus); *2* — цветущий побег; *3* — гинецей. Тахиаденус ладьевидный (Tachiadenus carinatus); *4* — цветущий побег; *5* — цветок в разрезе.

пример, у тропического растения Старого Света *себеи* (Sebaea) железистая ткань развивается на верхушке связников тычинок, а у африканского *лагениаса* (Lagenias) эта ткань обособляется на нижних концах пыльников (рис. 196). Интересно, что трубки венчиков таких цветков бывают окрашены светлее; их отгибы (они часто даже просвечивают как «окна») указывают путь к нектару. Это свойственно и альпийским горечавкам, у которых горловина цветка светлая, а лопасти синие, и вход в цветок резко обозначен. Совсем иные нектарники у *горечавочки* (Gentianella), сверции, *офелии* (Ophelia), *фразеры* (Frasera), ломатогониума, галении. Нектарники их эпипетальные, т. е. возникают на лепестках; они располагаются у их основания (иногда выше), обычно парные по обе стороны центральной жилки или одиночные посередине. Это небольшие углубления (ямки), кармашки, огражденные более плотной окраиной и часто прикрытые бахромками или волосками, развивающимися на ней. Одиночные ямки возникают в результате срастания двух, а у галении каждая из них, постепенно разрастаясь, образует на лепестке шпору. Полагают, что эти нектарники возникли на месте пазушных прилистников, приросших к лепесткам. Перекрестное опыление у горечавковых обеспечивается существованием дихогамии, т. е. разновременным созреванием тычинок и рылец. В результате возникают цветки протандрические и протогиничные. В первом случае цветок вначале функционирует как мужской, а затем созревает и его женская часть, во втором — наоборот. Протандрия распространена в семействе вообще очень широко, в то время как протогиния встречается реже, например у *горечавки весенней* (Gentiana verna), *комастомы нежной* (Comastoma tenellum) и др. В качестве препятствия самоопылению наблюдается и гетеростилия (разностолбчатость), при этом на растениях одни цветки с очень длинным столбиком и короткими тычинками, другие с их отношениями обратными. Кроме того, в цветках горечавковых тычинки часто перемещаются, т. е. свободные концы их нитей то приближают пыльники к рыльцу, то отклоняются от него к трубке венчика, высыпая пыльцу на ее стенки. Последнее затрудняет самоопыление в том случае, если дихогамия не очень строгая. В связи с приспособлением к перекрестному опылению следует отметить и большую продолжительность жизни цветков у горечавковых; она длится 3—5—7 дней, в течение которых цветки закрываются на ночь (или при плохой погоде) и открываются на восходе солнца. В качестве опылителей цветков горечавковых известны многочисленные представители бабочек, пчел, шмелей, мух, жуков, ос. Для них пищей служит нектар, а теплая и защищающая от ветра трубка венчика — хорошее укрытие в холодные ночи в горах. На альпийском лугу

перед восходом солнца температура в трубке цветка, например, у горечавки бесстебельной оказалась на 2,2° выше, чем снаружи. Если открытые цветки (с колесовидным венчиком) посещает бо́льшая часть названных насекомых, то опыляют их все же бабочки, пчелы, шмели, обладающие длинными хоботками. Мелкие бабочки посещают эти цветки, забирая пыльцу. Обычными посетителями бокаловидных цветков горечавок являются шмели, и многие из них даже называют шмелиными цветками; осы нектар у горечавок часто воруют, прогрызая цветки. Подчеркнуто энтомофильные цветки у альпийских горечавковых свидетельствуют о том, что даже в очень суровых условиях высокогорий насекомые осуществляют перекрестное опыление.

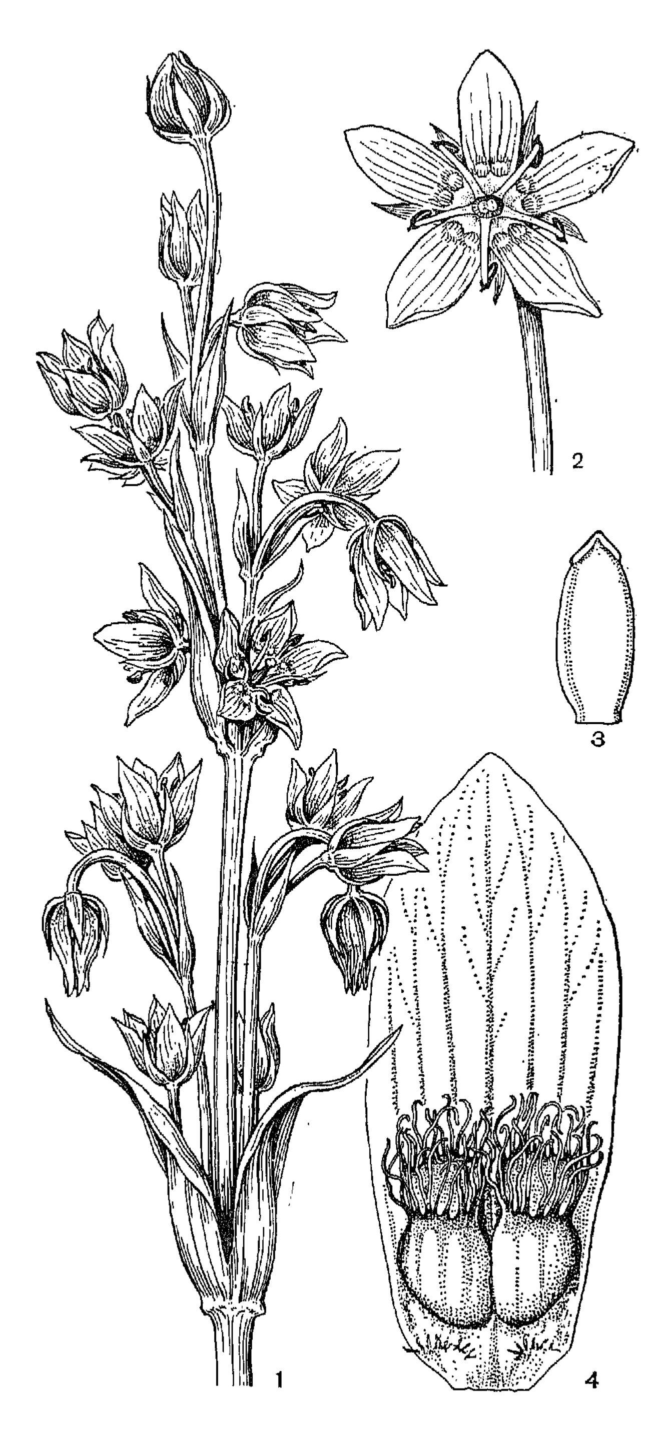


Рис. 194. Сверция Кинга (Swertia kingii):
1 — цветущий побег; 2 — цветок в развернутом виде; 3 — гинецей с низбегающим рыльцем; 4 — лепесток с нектарниками.

Тропические представители семейства, обладающие большими цветками, опыляются летучими мышами, в частности, из рода *глоссофага* (Glossophaga); в Южной Америке они опыляют цветки *хелонантуса* (Chelonanthus), прекрасные цветки кустарников из рода *симболантус* (Symbolanthus), древовидных *крупноплодников* (Macrocarpaea), лагенантуса превосходного. Эти цветки часто несут на себе следы посещения летучими мышами, которые, устремляясь к нектару, даже разрывают цветки. Есть еще одна интересная особенность в цветке горечавковых, способствующая наилучшему положению на нем посетителя. Тычинки, прирастая нижней частью нитей к трубке венчика, верхней вместе с пыльниками наклоняются к пестику, играющему роль центральной колонны, в результате возникает 4—5 отверстий — трубочек, похожих на «гнезда» барабана револьвера и ведущих на дно цветка. Насекомое, зондируя цветок, принимает позы, удобные для себя, и вращает его. Такие цветки называют вращающимися или «револьверными» цветками. Подобное устройство можно видеть у горной *горечавки бесстебельной* (Gentiana acaulis), из середины листовой розетки которой поднимается большой (высотой до 6 см) прекрасный синий цветок.

Перекрестное опыление может и не совершиться. Это происходит в отсутствии нужных опылителей, в случае длительной ненастной погоды, туманов, особо суровых в иные годы погодных условий в высокогорьях, когда цветки закрыты. Во всех этих случаях может произойти самоопыление. Оно совершается благодаря способности тычинок и рылец к движениям. К концу цветения нити тычинок поворачиваются и склоняются к столбику, касаясь его рылец пыльниками с остатками пыльцы в них. Это происходит, в частности, у сверций. Иногда активная роль в самоопылении принадлежит рыльцу, лопасти которого перекру-

чиваются и, отклоняясь назад, касаются воспринимающими поверхностями основания столбика, осыпанного пыльцой (горечавки и др.). Наконец, собственная пыльца попадает на рыльце, постепенно проталкиваясь из складок трубки венчика при ежедневном его скручивании и раскручивании, особенно если цветок при этом наклонился и его колеблет ветер. У горечавки береговой обнаружены и клейстогамные цветки.

Плод горечавковых — септицидная коробочка, открывающаяся по швам завязи, но у тропической африканской *хиронии* (Chironia) и у растущего на Яве *триптероспермума* (Tripterospermum) плоды ягодообразные. Семена мелкие, с маленьким зародышем и очень обильным эндоспермом; они крылатые, с гладкой кожурой или бескрылые, с сетчатой, морщинистой, бугорчатой поверхностью. Распространяются семена ветром, а бескрылые и водой, при этом их морщинки и бугорки набухают и образуют вокруг семени слизистый футляр, который и защищает его, и облегчает скольжение в потоке.

Географическое распространение горечавковых свидетельствует о большой древности семейства. Самая общая картина их распространения в настоящее время очень выразительна. Наиболее крупные роды, составляющие около 70% видов, такие, как горечавка (в узком смысле, около 250 видов), горечавочка (около 250 видов), галения (около 80 видов), сверция (около 80 видов), золототысячник (50 видов), распространены в пределах всего северного полушария, особенно в горах, в том числе и тропического пояса. Кроме того, золототысячник вместе с первыми тремя родами растет еще и в горах Северной и Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии, а виды сверции распространены и в горах Восточной Африки.

Остальные многочисленные роды семейства характеризуются более строгой приуроченностью к определенным областям Земли (горы тропической зоны).

Горечавковые относятся к числу семейств, имеющих большое значение в жизни человека. Это лекарственные растения, которые в народной медицине всех стран, в том числе Китая и Индии, используются уже многие тысячелетия, используются настолько усердно, что горечавка желтая в Европе в диком виде уже почти не существует. Использует их и официальная медицина. Растения эти содержат так называемые горечи. Это глюкозиды (генциопикрин), гликозиды (генцизин, генциамарин и др.), алкалоиды (генцианин), флавоноиды и многие другие вещества. Используются корни, корневища и трава, из экстрактов которых приготовляют

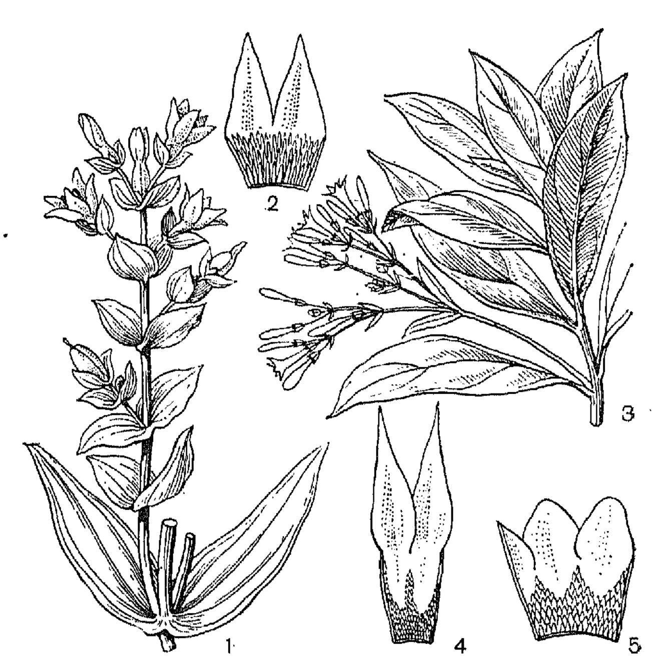


Рис. 195. Горечавковые.

Иксантус клейкий (Ixanthus viscosus): *1* — цветущий побег; *2* — листочки чашечки с нектароносными желёзками на внутренней стороне. Лизиантус мыльнянковидный (Lisianthus saponarioides); *3* — цветущий побег; *4* — листочки чашечки с желёзками. Крупноплодник голый (Macrocarpaea glabra); *5* — листочки чашечки с желёзками.

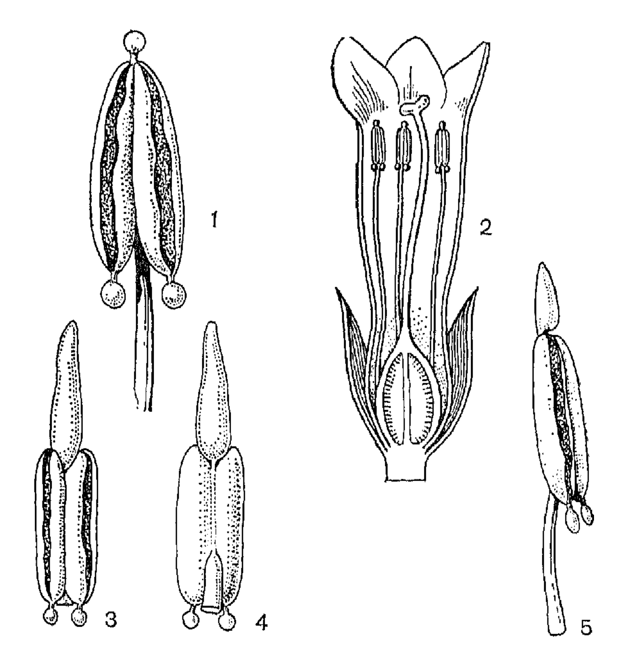


Рис. 196. Горечавковые.

Лагениас маленький (Lagenias pusillus): *1* — тычинка с шаровидными нектароносными придатками на верхушке связника и на нижнем конце пыльников; *2* — цветок в разрезе. Бельмонтия первоцветная (Belmontia primuliflora); *3* — пыльник с продолговатым железистым связником на верхушке и округлыми у основания; *4* — вид пыльника с брюшной стороны. Бельмонтия большая (B. grandis); *5* — тычинка.

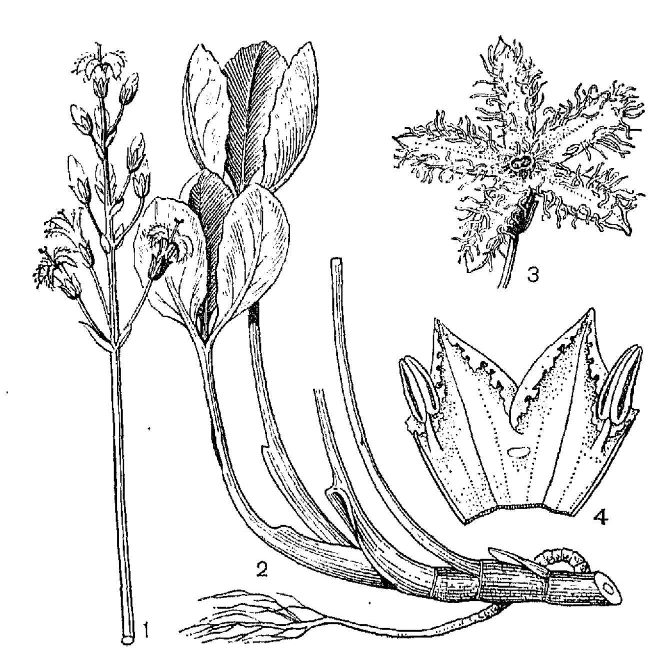



Рис. 197. Вахтовые.

Вахта трехлистная (Menyanthes trifoliata): *1* — соцветие; *2* — основание растения; *3* — цветок в развернутом виде, лепестки окаймлены густыми бахромками. Фория гребневая (Fauria crista-galli); *4* — лепестки с надрезанно-зубчатыми и завернутыми краями.

настои, порошки и т. д. Горечавковые очень декоративные растения, и наши горечавки, сверции, галении очень украсили бы берега водоемов в парках.

## СЕМЕЙСТВО ВАХТОВЫЕ (MENYANTHACEAE)

Это небольшое семейство состоит всего из 5 родов (около 40 видов), среди которых только *болотноцветник* (Nympoides) содержит 25 видов и *вилларсия* (Villarsia) — 10, а *вахта* (Menyanthes), *фория* ( Fauria) и *липарофиллум* (Liparophyllum) — только по одному виду. Вахтовые относили к горечавковым в качестве подсемейства, и по многим признакам они действительно сходны. Однако обнаружилось большое число серьезных отличий, позволивших выделить вахтовые в качестве самостоятельного семейства. В отличие от горечавковых все вахтовые — многолетние водно-болотные травы с простертыми стеблями, несущими только очередные листья, которые оставляют на них характерные кольчатые рубцы. У болотноцветника листья и цветоножки развиваются не на главном стебле, а на длинных шнуровидных боковых, которые начинают ветвиться лишь под самой поверхностью воды. Листья почковидные, яйцевидные, продолговатые, цельнокрайные или городчато-зубчатые и тройчатые. В отличие от горечавковых в проводящей системе никогда не бывает внутренней (интраксилярной) флоэмы, а многочисленные сосудистые пучки, идущие к членам цветка, в цветоложе образуют сложную кольцевую систему (в отличие от рассеянного их расположения у горечавковых). Цветки белые, розовые, желтые, всегда 5-членные, в почкосложении створчатые (но никогда не скрученные), краями лепестков внутрь завернутые (рис. 197); нектарники только торальные в виде 5 желёзок, расположенных у основания завязи и чередующихся с тычинками; завязь обычно верхняя, но у вилларсии, например, полунижняя, так как основание гинецея слегка погружено в цветоложе и члены цветка прикрепляются выше его (эпигиния), столбик всегда хорошо развит, с двулопастным рыльцем. Биология опыления у вахтовых и приспособления к нему сходны с этими же процессами у горечавковых, у них также развита гетеростилия, цветки у большинства видов живут долго, открываются и закрываются в зависимости от времени суток или состояния погоды. Если же перекрестного опыления не произошло, происходит автогамия, так же как и у горечавковых, в закрытых цветках (по своему строению хазмогамных, а не специальных клейстогамных). Коробочки при созревании иногда не открываются (у болотноцветника и др.) или открываются короткими зубцами лишь на ее верхушке (у вахты трехлистной). Семена с очень твердой кожурой, на поверхности которой часто возникают крючковатые волоски, шипики и щетинки (у болотноцветника, вилларсии), и в этом случае их могут разносить плавающие вокруг животные. В связи с химическими исследованиями также обнаружены заметные отличия горечавковых и вахтовых. Прежде всего среди глюкозидов, свойственных обоим семействам, у вахтовых никогда не обнаруживается генциопикрин и С-гликофлавон. Исследование всех 5 родов вахтовых и 23 родов горечавковых на содержание L—(+)-борнеситола показало полное их отсутствие у первых, в отличие от вторых. Таким образом, будучи во многом сходны с горечавками и, несомненно, родственны им, вахтовые все же обособлены довольно хорошо.

Географические позиции вахтовых на Земле представляются в следующем виде: *вахта трехлистная* (M. trifoliata, табл. 51) занимает все внетропические области северного полушария, т. е. Голарктику; виды болотноцветника от тропической зоны доходят до умеренных широт, и болотноцветник щитовидный широко распространен во всей Евразии; фория растет на острове Итуруп и в Японии и на противоположной стороне Тихого океана в Северной Америке; вилларсия ограничена Австралией, кроме одного вида, распространенного в Южной Африке,

а липарофиллум известен только на Новой Зеландии и Тасмании.

Значение вахтовых в жизни людей невелико. Очень широко используется в народной и официальной медицине во всех странах северного полушария вахта трехлистная. Листовые пластинки ее содержат горькие глюкозиды — мениантин, мелиатин, алкалоид генцианин, флавоноиды — рутин, гиперозид и др.; корни также содержат горечь-мелиатин, кроме того, инулин и другие вещества. В траве обнаружено значительное количество иода. Назначение экстрактов из вахты для лечебных целей такое же, как и горечавковых, но особенную ценность имеют общетонизирующие свойства ее горечей.

## ПОРЯДОК МАСЛИНОВЫЕ (OLEALES)

### СЕМЕЙСТВО МАСЛИНОВЫЕ (OLEACEAE)

Маслиновые объединяют до 30 родов и около 600 видов, составляющих существенный элемент растительности в тропических, субтропических и отчасти тепло-умеренных областях. *Ясень* (Fraxinus), *маслина* (Olea, табл. 51), *сирень* (Syringa), *жасмин* (Jasminum), *форсайтия* (Forsythia, табл. 51), *бирючина* (Ligustrum) — наиболее известные представители семейства. Около половины видов семейства (свыше 200) относятся к тропическому и субтропическому роду жасмин, ареал которого охватывает Африку, Азию, Австралию, Южную Европу (1 вид) и Южную Америку (1 вид в Перу). Другой крупный род — *линосьера* (Linociera) — представлен 80 видами в тропической и субтропической Америке, Африке, Азии, Австралии. Остальные роды распространены менее широко: ясень (70 видов) населяет преимущественно умеренные области северного полушария и незначительным количеством видов заходит в тропики Азии и Америки; род бирючина (40 видов) встречается в тропических и субтропических областях Азии (преимущественно Восточной Азии), в Новой Гвинее и Австралии (Квинсленд) и одним видом доходит до Европы. К Старому Свету и Австралии приурочен род маслина (20 видов в Африке, Средиземноморье, Азии, Австралии, Новой Каледонии и на острове Лорд-Хау), а род *форестьера* (Forestiera, 15—20 видов) и некоторые другие некрупные роды распространены исключительно в Новом Свете.

Часть родов имеет очень ограниченное распространение: *абелиофиллум* (Abeliophyllum) представлен всего 1 видом в Корее, *декиндтия* (Dekindtia) — 1 видом в тропической Африке, *тессарандра* (Tessarandra) — 1 видом в Бразилии, *хесперелея* (Hesperelaea) — 1 видом в Мексике, *хениантус* (Haenianthus) — 3 видами в Вест-Индии.

Для многих родов маслиновых характерна большая прерывистость ареала. Из 8 видов форсайтии, например, 7 произрастают в Китае, а 1 вид — *форсайтия европейская* (F. europaea) — является третичным реликтом флоры Албании и Югославии, встречаясь там вместе с другими характерными третичными реликтами бореальной флоры, такими, как конский каштан (Aesculus hippocastanum), ель сербская (Picea omorica) и др.; виды рода *менодора* (Menodora) произрастают в Северной и Южной Америке и Южной Африке, из двух видов *хионантуса* (Chionanthus) один растет в Китае, другой — на востоке Северной Америки — все это типичные дизъюнкции, характерные для древних родов и свидетельствующие о значительном возрасте семейства.

Все маслиновые — кустарники (иногда лазящие — виды жасмина) или деревья, жестколистные, вечнозеленые или листопадные, с супротивными (очередными у нескольких видов жасмина), простыми или сложными (перистыми, тройчатыми, однолисточковыми) листьями без прилистников.

Цветки собраны в кистевидные, метельчатые или пучковидные соцветия, развивающиеся из пазушных или конечных почек побегов прошлого года. Чашечка 4-лопастная, иногда отсутствует (некоторые виды ясеня, форестьеры). Венчик сростнолепестный, трубчатый или воронковидный, долей венчика обычно 4 (но иногда до 12). У хионантуса, некоторых ясеней венчик рассечен на 4 доли почти до основания, а у линосьеры — до самого основания. Иногда венчик отсутствует (виды ясеня, форестьеры, маслины), а у некоторых ясеней отсутствуют и венчик и чашечка. Тычинок 2 (редко 3—5), прикрепленных к трубке венчика, а при его отсутствии к цветоложу. Завязь верхняя, двугнездная, с двумя — многими висячими или прямостоячими семязачатками в гнезде. Семейство характеризуется большим разнообразием плодов (рис. 198): костянки (у маслины, бирючины, форестьеры, *османтуса* — Osmanthus и др.), коробочки, вскрывающиеся по гнездам (у сирени, форсайтии, *шреберы* — Schrebera) или поперечной щелью (у менодоры), ягоды (жасмин), крылатки (у ясеней, *фонтанезии* — Fontanesia, абелиофиллума). Семена с эндоспермом или без него.

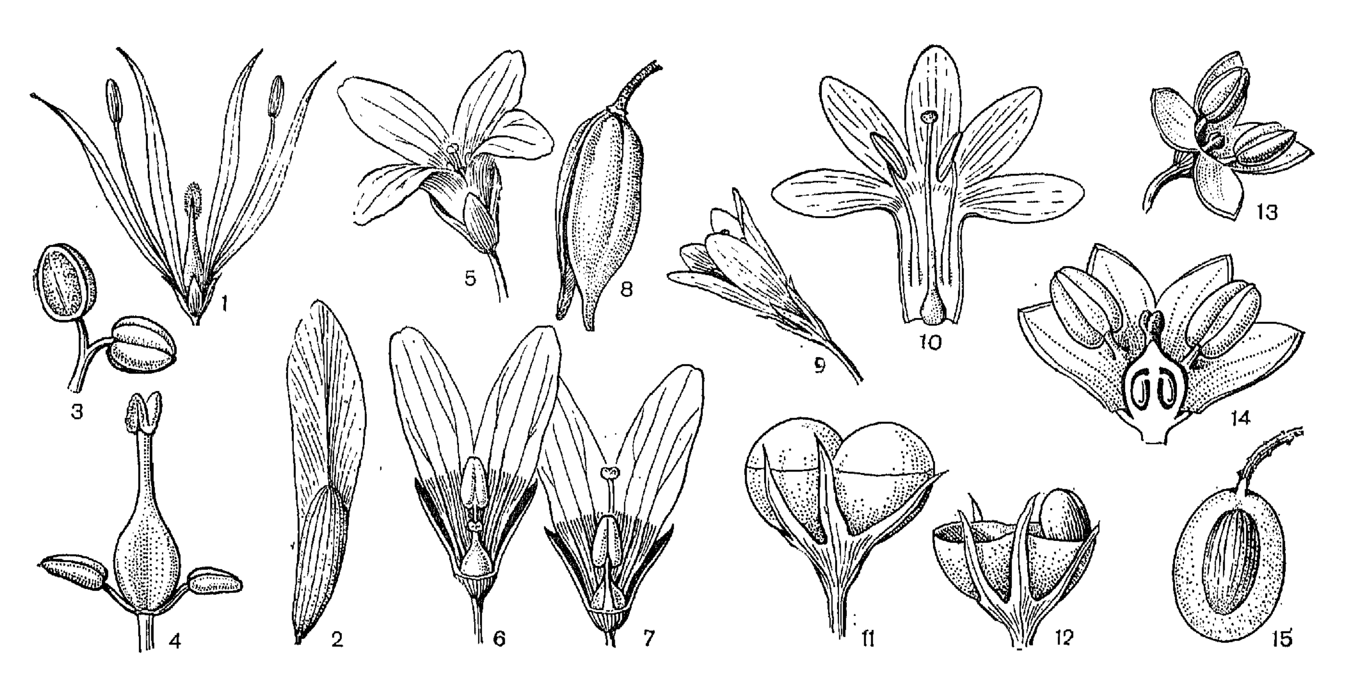



Рис. 198. Маслиновые.

Ясень манновый (Fraxinus ornus): *1* — цветок с развитым венчиком и чашечкой; *2* — плод. Ясень обыкновенный (F. excelsior); *3* — мужской цветок; *4* — обоеполый цветок без околоцветника. Форсайтия свисающая (Forsythia suspensa); *5* — цветок; *6* — короткостолбчатый цветок; *7* — длинностолбчатый цветок (часть венчика и чашечки удалены); *8* — плод. Менодора цельнолистная (Menodora integrifolia); *9* — цветок; *10* — цветок в разрезе; *11* — коробочка, раскрывающаяся поперечной щелью; *12* — раскрытая коробочка. Маслина европейская (Olea europaea); *13* — цветок; *14* — цветок в развернутом виде с разрезом завязи; *15* — плод в разрезе.

На основании главным образом положения семязачатков в семействе выделяют два подсемейства: собственно маслиновые (Oleoideae) — семязачатки висячие, обычно по 2 в каждом гнезде, плод никогда не бывает двулопастным, основное число хромосом обычно 23, и подсемейство жасминовые (Jasminoideae), в которое объединяют все остальные роды, не отвечающие вышеперечисленному комплексу признаков.

Большинство маслиновых обитают в светлых лиственных, реже хвойных лесах от равнин до высокогорного пояса, встречаясь рассеянно среди деревьев среднего и верхнего ярусов или в качестве кустарников подлеска, или образуют красивоцветущие заросли по открытым пространствам, сухим солнечным склонам, светлым лесным опушкам, в поймах рек. Виды ясеня — важнейшие лесообразующие породы теплоумеренных областей, часто растут в смешанных и лиственных лесах (часто в смеси с дубом и каштаном), заходят также в буковые и пихтовые леса, а более влаголюбивые из них растут на влажных почвах речных долин, берегов водотоков, в глубоких оврагах и даже по болотам. В Средиземноморье маслиновые составляют характерный элемент формаций вечнозеленых жестколистных кустарников и низкорослых лесов, нередко доминируя в них (виды *филлиреи* — Phillyrea, маслины), или образуют леса, покрывающие склоны гор и равнины на протяжении многих километров. В Африке маслиновые часто являются членом травянисто-кустарниковой саванны и могут расти даже в полупустыне. Некоторые маслиновые обитают в прибрежной зоне в галерейных лесах (виды линосьеры) или встречаются в переходной зоне между манграми и лесами более возвышенной части берега (виды жасмина).

Почти все маслиновые — энтомофильные растения. Собранные в яркие соцветия (желтые, красные, белые, сиреневые), обычно сильно пахнущие цветки отделяют нектар в основании завязи и привлекают многочисленных нектаро-сосущих насекомых. У некоторых менодор, жасминов цветки открываются вечером и опыляются ночными насекомыми, в опылении цветков жасминов принимают участие также колибри.

В строении цветков маслиновые имеют ряд приспособлений к перекрестному опылению. Цветки многих видов однополые или функционально однополые, при этом наблюдается очень разнообразное распределение полов на растениях. Раздельнополость у ясеня сопровождается переходом к ветроопылению. Анемофильные соцветия, цветки в которых не имеют

венчика, а у некоторых видов и чашечки, появляются до распускания листьев, что благоприятствует ветроопылению. У *ясеня обыкновенного* (Fraxinus excelsior) часть цветков является женскими (2 пыльника рано опадают), часть — мужскими; часть — обоеполыми, при этом наблюдается самое разное сочетание этих цветков на одном дереве и даже в одном соцветии: мужские и обоеполые, женские и обоеполые на одном растении; женские на одном, обоеполые на другом; женские, обоеполые и мужские все на разных деревьях и так далее. В средней Европе у ясеня было насчитано до 10 форм в отношении распределения полов и при этом отмечено, что оно может изменяться в разные годы, определяясь, по-видимому, отчасти и внешними условиями. Ясени с развитым венчиком, как, например, *ясень манновый* (Fraxinus ornus), относятся к числу чисто энтомофильных растений, они имеют клейкую пыльцу с выраженной скульптурой и охотно посещаются жуками.

У форсайтий, некоторых жасминов, абелиофиллума хорошо выражена гетеростилия (см. рис. 198), для получения семян необходимо переопыление разных форм. Отсутствием одной из форм объясняется слабое завязывание семян у этих растений в культуре. Виды средиземноморского рода филлирея относятся к числу так называемых амбофилов: цветки их протогиничны и опыляются как ветром, так и насекомыми.

Семена маслиновых высыпаются на землю при растрескивании коробочек, часто отлетая от материнского растения благодаря наличию у них крыла (у сиреней, шреберы), а сочные плоды разносятся животными. Крылатки ясеня обыкновенного висят на дереве в течение всей зимы, постепенно склевываемые птицами и разносимые ветром. Падая, они вращаются сначала вокруг своей вертикальной оси, затем вокруг горизонтальной и отлетают, таким образом на некоторое расстояние. Попадая в воду, они могут плавать и разносятся течениями. Особенно много агентов распространения у видов маслины; плоды ее поедают птицы (вороны, галки, грачи, сойки, сороки, бульбули, зеленушки, пустынные голуби), рукокрылые, наземные млекопитающие.

Относительно небольшое семейство маслиновых дало человечеству много полезных растений, в числе которых в первую очередь следует назвать маслину.

Издавна оливковая ветвь была символом мира и благополучия. «Olea prima omnium arborum est», — писал римский агроном Колумелла в I в. до н.э. Маслина к тому времени была уже широко распространена в культуре в Средиземноморье; оливковое масло использовали не только в пищу, но и при жертвоприношениях, в светильниках, для умащения волос, натирания тела. История культуры маслины прослеживается в глубину тысячелетий. Письменные упоминания о ней в египетских текстах и изображения на египетских вазах, амфорах, сосуды для хранения оливкового масла, обнаруженные в Кносском дворце на острове Крит, прессы для выжимания масла, находимые при раскопках в Средиземноморье, датируются III—II тысячелетиями до н. э. Маслина упоминается Гомером в «Илиаде».

У древних не было сомнений по поводу происхождения культурной маслины: ее подарила грекам богиня мудрости и покровительница мирного труда Афина, когда в споре с Посейдоном из-за обладания Аттикой она воткнула в скалу свое копье и оно превратилось в чудесное дерево. Современные ученые не столь единодушны в этом вопросе. Некоторые считают, что маслина была впервые введена в культуру на Ближнем Востоке и оттуда распространилась в Малую Азию, Грецию, Египет и затем по всему Средиземноморью. Согласно другой версии, культура маслины могла возникнуть сразу в нескольких местах Средиземноморья, там, где распространена ее дикая исходная лесная разновидность *олеастер* (Olea europaea var. sylvestris), отличающаяся от культурной шиповатыми ветвями и мелкими листьями и плодами. Третьи полагают, что указанная дикая разновидность сама возникла в результате одичания культурной маслины, происхождение же последней связывают с другими видами маслины, например с *маслиной златолистной* (O. chrysophylla).

Культура маслины в настоящее время существует почти во всех субтропических странах; промышленная культура — в Греции, Испании, Турции, Италии, Алжире, Тунисе, Франции, США. В СССР культурные насаждения маслины имеются в Крыму, Закавказье, Краснодарском крае, Туркмении.

В культуре маслина доживает до 300—400 лет, а при благоприятных условиях до 1000 лет и более. Имеются сообщения и о 2000-летних экземплярах. Старые стволы обычно дуплисты и имеют причудливую форму. Выведено свыше 500 различных сортов. Одни из них употребляют больше как столовые сорта (консервируют зеленые и спелые маслины), другие идут на масло. Лучшее оливковое масло, известное под названием прованского и употребляемое в пищу и в медицине, получают холодным прессованием плодов. После повторных отжимов с подогревом получают техническое и горючее «деревянное» масло.

Ценность *маслины капской* (O. capensis), маслины златолистной и других видов масли-

Рис. 199. Жасмин лекарственный (Jasminum officinale):
*1* — ветвь с цветками; *2* — плод.

ны ограничивается их древесиной, очень твердой, идущей на поделки, иногда на мебель, играющей большую роль в быту местного населения.

Большое экономическое значение имеют также многие виды ясеней. Прочную, упругую, твердую древесину, используемую в сельскохозяйственном машиностроении, вагоностроении, в мебельном производстве, дает ясень обыкновенный, широко распространенный в Европе и в горах Западной Азии. Кора его — хороший дубитель и источник краски. Ее применяют также в медицине как заменитель хинина и в качестве слабительного и мочегонного. Немаловажное значение в Европе этот вид ясеня имеет и как источник зимнего корма для скота, заготавливаемого впрок летом в виде веников. Как источники древесины ценятся также *ясень маньчжурский* (F. mandshurica), растущие в Америке *ясень пенсильванский* (F. pennsylvanica) и *ясень американский* (F. americana) и др.

*Манновый ясень* (F. ornus), растущий в Европе от средиземноморских областей до юга Чехословакии и северо-восточных Карпат, ценен как источник манны, сладковатого, застывающего на воздухе сока, вытекающего при подсочке ветвей. Манну применяют как легкое слабительное и от кашля. *Ясень китайский* (F. chinensis), распространенный в Южном Китае и Индии, служит для разведения восковой ложнощитовки (Ericerus pela), выделяющей так называемый белый китайский воск, используемый для производства свечей, в парфюмерии, медицине, для вощения бумаги и тканей. Ясень является важнейшей озеленительной породой, большинство его видов широко используют в зеленом строительстве, в защитном и мелиоративном лесоразведении, при озеленении населенных мест.

Цветки маслиновых — источник эфирных масел. Масла получают из цветков *османтуса душистого* (Osmanthus fragrans), *жасмина самбак* (J. sambac), *жасмина крупноцветкового* (J. grandiflorum), *жасмина пахучего* (J. odoratissimum) и других растений семейства, специально культивируемых для этой цели. Цветки османтуса пахучего вместе с цветками жасминов в Китае используют для ароматизации чая.

Обильное цветение маслиновых в сочетании с тонким ароматом цветков делает их особенно ценными в садоводческой и комнатной культуре.

Виды форсайтии (*форсайтия свисающая* — F. suspensa, см. рис. 198, *форсайтия зеленейшая* — F. viridissima и их гибрид *форсайтия средняя* — F. x intermedia) завоевали популярность своим ранневесенним цветением. Вскоре после того, как стает снег, безлистные кусты их покрываются массой золотисто-желтых крупных колокольчатых цветков, оживляя яркими солнечными пятнами едва пробуждающуюся природу. Несколько позже начинается цветение сирени, без которой невозможно себе представить наши сады. Розовые, сиреневые, пурпурные, белые, голубоватые ее кусты наполняют сад тонким ароматом и изысканной красотой. В культуре встречается до 20 видов сирени, но более всего распространена *сирень обыкновенная* (Syringa vulgaris), представленная в садах около 500 сортов. Дико сирень обыкновенная растет в горных областях в подлеске светлых листопадных лесов и на открытых местах в Южной Европе от Албании и Северо-Восточной Греции до Западных Карпат и доходит до Малой Азии. В Среднюю Европу сирень была введена только в XVI в. и долго оставалась там растением аристократических садов. Ныне этот неприхотливый кустарник встречается в культуре повсеместно, в СССР от западных до восточных границ и на север до Соловецких островов и Тобольска. В закрытом грунте растение может цвести зимой, поэтому сирень широко используют на выгонку.

Виды жасмина, кустарники и лазящие лианы тропических и субтропических лесов, отличаются изящными звездчатыми белыми, желтыми, реже красными цветками, их охотно выращивают в оранжерейной и комнатной культуре. Во время цветения они наполняют помеще-

ние сильным, далеко разносящимся ароматом. В теплых странах жасмин используют для покрытия беседок, балконов, стен, в живых изгородях. Часто встречается в культуре в теплых странах и широко натурализуется *жасмин лекарственный* (Jasminum officinale, рис. 199) с белыми или красноватыми пахучими цветками. Очень эффектен таиландский *жасмин королевский* (J. rex), цветки которого достигают в поперечнике 5 см, имеют чисто-белые доли венчика и оттененную темно-красным трубку, но, к сожалению, лишены запаха. Более скромно цветущие виды бирючины также нашли достойное место в садах при создании густого вечнозеленого заднего плана, в живых изгородях, в групповых посадках. В садах выращивают виды средиземноморского рода филлирея, виды фонтанезии, в Америке высоко ценят в культуре хионантус вирджинский (Chionanthus virginicus), «бахромчатое» дерево, покрывающееся поздней весной белым кружевом изящных цветков с тонко рассеченными лепестками. Многие растения семейства маслиновых лекарственны.

## ПОРЯДОК ВОРСЯНКОВЫЕ (DIPSACALES)

### СЕМЕЙСТВО ЖИМОЛОСТНЫЕ (CAPRIFOLIACEAE)

Растения этого семейства, объединяющего около 15 родов и до 500 видов,— листопадные или вечнозеленые кустарники, иногда вьющиеся, реже невысокие деревья или травы. Распространены они главным образом в северном полушарии, в умеренной и субтропической зонах. Лишь немногие роды заходят в горные районы тропиков, а виды двух наиболее крупных родов — *калина* (Viburnum, табл. 52, 200 видов) и *жимолость* (Lonicera, 180 видов) — и менее крупного, но наиболее широко распространенного рода *бузина* (Sambucus, 25 видов) изредка встречаются также и в южном полушарии. Растущие в Новой Зеландии и Новой Каледонии роды *альсевосмия* (Alseuosmia), *периомфале* (Periomphale) и *мемецилантус* (Memecylanthus), часто относимые к жимолостным, теперь выделяются в отдельное, самостоятельное семейство *альсевосмиевых* (Alseuosmiaceae).

Семейство неоднородно в своем таксономическом составе. Отдельные его роды, как бузина, или группы родов, как *карлеманния* (Carlemannia) и *сильвиантус* (Silvianthus), также нередко выделяют в особые семейства.

Большинство жимолостных — лесные растения. Они входят в состав подлеска, а также встречаются в кустарниковых зарослях на осветленных местах, опушках, по речным долинам, оврагам, обрывам. Наиболее характерны жимолостные для лиственных и смешанных лесов равнин и среднегорного пояса, но виды некоторых родов встречаются нередко и в темнохвойных лесах и заходят в субальпийский и альпийский пояс гор, где растут по каменистым и щебнистым склонам и в трещинах скал. Характерным спутником темнохвойных, особенно мшистых еловых, лесов северного полушария является род маленьких стелющихся кустарничков *линнея* (Linnaea), заходящий также в тундры и в альпийский пояс гор. Виды бузины, калины нередки на сорных местах у человеческого жилья, по обочинам дорог, краям виноградников, в полях, а вечнозеленые виды калины входят в Средиземноморье в состав жестколистных лесов и кустарниковых формаций.

Жимолостные характеризуются супротивными, обычно цельными или лопастными (у калины), реже перисто- или тройчатосложными (у бузины) листьями, без прилистников или с прилистниками листовидными или редуцированными до чешуек, волосков, желёзок. Верхние листья на побеге нередко срастаются в плоскую обертку вокруг стебля (у видов жимолостей), в листовых пазухах иногда закладывается по нескольку расположенных друг над другом почек. Цветки обычно с прицветниками и прицветничками, в двух-трехцветковых полузонтиках или одиночные, но чаще в сложных верхоцветных щитковидных, метельчатых, кистевидных или колосовидных соцветиях, актиноморфные или в той или иной мере зигоморфные. Чашечка с короткой трубкой, срастающейся с завязью и пяти- — трехнадрезным или лопастным отгибом, отделенным от трубки перетяжкой. Венчик трубчатый, колокольчатый, колесовидный или воронковидный с трех-— пятилопастным, часто двугубым отгибом, у основания иногда с мешочковидным выпячиванием. Тычинок 5, реже 4 (виды жимолости), 3 (виды бузины) или 2 (карлеманния), прикрепленных к трубке венчика. Завязь нижняя или полунижняя, одно- — пятигнездная, с одним — многими семязачатками в каждом гнезде. Как результат происходящей в семействе редукции числа гнезд завязи и числа семязачатков у некоторых родов можно наблюдать неодинаковое количество семязачатков в гнездах, так же как и недоразвитие семязачатков и стерильность отдельных гнезд до псевдомономерного односемязачаткового гинецея у калины. Плод — ягода (жимолость) или одно- — многокосточ-

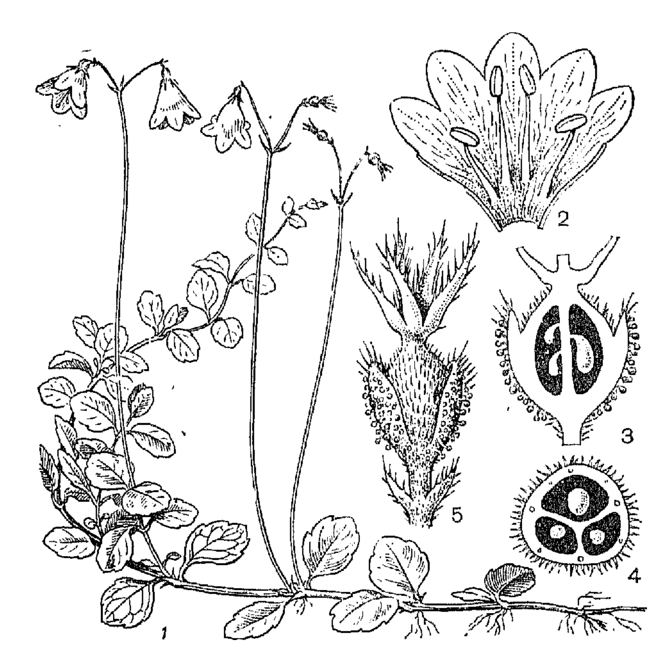



Рис. 200. Линнея северная (Linnaea borealis):
1 — общий вид растения с цветками и плодами; 2 — развернутый венчик с двусильными тычинками; 3 — продольный разрез завязи; 4 — поперечный разрез завязи; 5 — плодик, обросший клейкими железистыми прицветничками.

ковая костянка (калина, бузина) или коробочка, раскрывающаяся створками сверху (*вейгела* — Weigela, *диервилла* — Diervilla), или плоды сухие, кожистые, нераскрывающиеся (линнея, *абелия* — Abelia). Завязи и плоды у некоторых жимолостей попарно сросшиеся, а иногда ягодовидный плод возникает за счет полного обрастания завязей двух соседних цветков шаровидной оберткой, образованной сросшимися прицветничками.

Все жимолостные — насекомоопыляемые растения. У *калины обыкновенной* (Viburnum opulus, табл. 52) функцию привлечения насекомых в соцветии выполняют краевые бесплодные цветки с белым, крупным, диаметром до 2,5 см, венчиком (венчик центральных фертильных цветков диаметром всего лишь около 0,5 см).

Основными опылителями этих лишенных нектара цветков являются жуки, а также питающиеся пыльцой двукрылые и перепончатокрылые. У многих других родов в основании трубки венчика отделяется нектар и цветки опыляются питающимися нектаром насекомыми. У *линнеи северной* (Linnaea borealis, рис. 200) ориентиром для насекомого является запах цветков и рисунок из желтых или розовых полосок на белом или бледно-фиолетовом венчике. От бесполезных мелких насекомых нектар защищен длинными волосками внутри трубки, а от ползающих мелких животных липким опушением цветоножек. Прилетающие насекомые касаются покрытого сосочками и выделяющего сахаристый сок выдающегося рыльца и производят перекрестное опыление, а пробираясь глубже к нектару, пачкаются высыпающейся от сотрясения пыльцой и уносят ее на другие растения. Не исключается и самоопыление, как с помощью насекомых, так и самопроизвольное. Выраженная специализация к опылению длиннохоботковыми ночными бабочками наблюдается у длиннотрубчатых цветков многих вьющихся жимолостей: *жимолости душистой* (Lonicera caprifolium), *жимолости вьющейся* (L. periclymenum). Цветки их распускаются в сумерках, распространяя сильный, днем едва ощутимый аромат. Венчик бледный, с длинной (2,5—4,5 см) узкой трубкой, не имеющий места для посадки насекомого. Тычинки и столбик выдаются из трубки венчика, и столбик превосходит тычинки (рис. 201). По наблюдениям на некоторых популяциях, при первом распускании цветка тычинки и столбик слегка изогнуты вверх, располагаясь против входа в цветок, а на следующий вечер, когда пыльца из пыльников уже высыпалась, нити тычинок отгибаются вниз, столбик же задерживается в прежнем положении, и тогда происходит только перекрестное опыление. Цвет венчика при этом меняется от кремового или розового до желто-коричневого, не привлекающего внимание насекомых. В Европе эти жимолости наиболее часто опыляют виды бражников из родов Macroglossa и Sphinx с очень длинным хоботком. Но опыление могут производить наряду с ними и питающиеся пыльцой двукрылые, которые могут садиться на рыльце и пыльники.

На цветках американских длиннотрубчатых *жимолости аризонской* (L. arizonica), *жимолости реснитчатой* (L. ciliosa), *жимолости покрывальной* (L. involucrata) кормятся виды колибри, переносящие пыльцу на кончиках клювов. Прилет этих птиц в некоторые районы совпадает со временем цветения жимолостей и других орнитофильных растений.

Виды жимолостных с короткой трубкой венчика опыляют двукрылые и перепончатокрылые. В семействе отмечены протандрия и протогиния, диморфизм цветков в отношении развития тычинок (виды бузины), наблюдались и клейстогамные цветки (у *снежноягодника* — Symphoricarpos).

Плоды жимолостных до глубокой осени остаются висеть на растениях и разносятся птицами. Благодаря им виды бузины, калины, жимолости нередко поселяются на лесных опушках, бросовых землях, старых руинах. Сухие плоды и семена распространяются воздушными потоками. У видов вейгелы семена снабжены крылом. У абелии летательным аппаратом служит остающийся при нераскрывающемся

плоде отгиб чашечки. У китайского рода *дипелта* (Dipelta) два крупных крыла развиваются из разрастающихся прицветничков, срастающихся краями с одной стороны, так что, когда плод ложится на одно крыло, другое встает вертикально, словно парус, и плод с легкостью уносится ветром. У линнеи внутренние прицветнички, остающиеся при плоде и до половины срастающиеся с ним, покрыты клейким железистым опушением, и легко отделяющийся от плодоножки плод приклеивается к пробегающим мимо или отдыхающим на лесной подстилке мелким млекопитающим, птицам, к ногам крупных животных. Линнея очень активно размножается и вегетативно, укореняясь ползучими стеблями и нередко образуя сплошной ковер в лесу.

Кустарники семейства известны своей декоративностью, многие из них издавна выращиваются в садах, парках, возле домов. Это прежде всего виды и садовые формы *жимолости татарской* (Lonicera tatarica), среднеазиатской *жимолости Королькова* (L. korolkowii), американской *жимолости покрывальной*, *жимолости японской* (L. japonica), каприфоли, или *жимолости душистой*, *жимолости этрусской* (L. etrusca) и другие, *бузины кистистой* (Sambucus racemosa), *бузины черной* (S. nigra) и другие, *калины обыкновенной*, средиземноморской *калины гордовины* (V. lantana), *гордовины канадской* (V. lentago) и вечнозеленой *калины лавролистной* (V. tinus), *снежноягодника белого* (Symphoricarpos albus) с белоснежными плодами, остающимися на кустах до зимы, американские диервиллы с желтыми цветками и виды близкого восточноазиатского рода вейгела с розовыми или красными крупными цветками.

Плоды некоторых видов съедобны. В Сибири и на Дальнем Востоке население употребляет в пищу и заготавливает впрок в виде варенья плоды *жимолости съедобной* (Lonicera edulis) и близких видов. Тронутые морозом плоды калины обыкновенной используют как начинку для пирогов и на кисели. Во многих странах высоко ценят плоды разных видов бузины черной, *бузины канадской* (Sambucus canadensis), *бузины травянистой* (S. ebulus). Их едят сырыми с сахаром, готовят из них соки, сиропы, муссы, конфитюры, вино, используют как приправу к супам. Высушенные жареные плоды *трехкосточника пронзеннолистного* (Triosteum perfoliatum) первые белые поселенцы Северной Америки употребляли как заменитель кофе.

Ветви некоторых видов бузины идут на плетение корзин и обручи, а древесина, хорошо сохраняющаяся в земле и воде,— на сваи, тычины, а также на токарные изделия и музы-

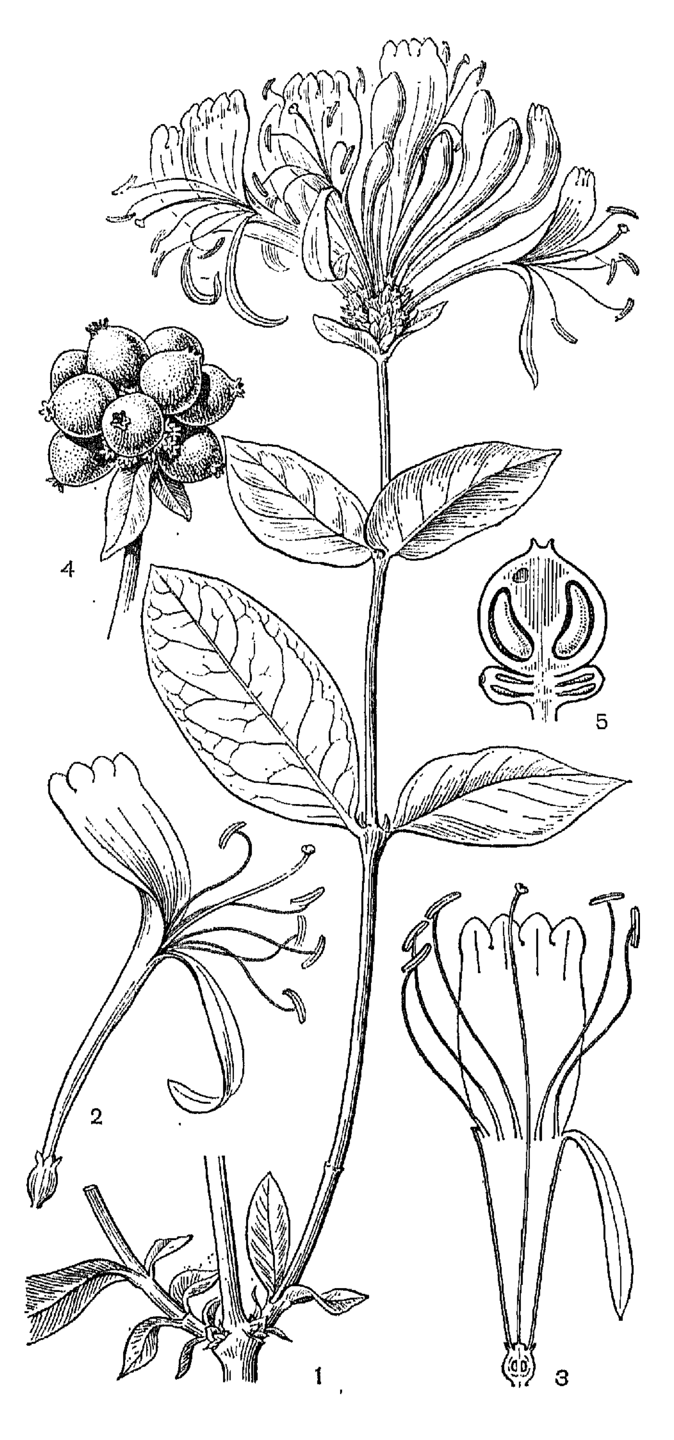



Рис. 201. Жимолость вьющаяся (Lonicera periclymenum):

1 — ветвь с цветками; 2 — цветок; 3 — продольный разрез цветка; 4 — плоды; 5 — разрез плода.

кальные инструменты. Сердцевину бузины черной используют в анатомической технике как держатель объекта при приготовлении ручных анатомических срезов.

Виды бузины и калины издавна популярны в народной медицине. Используют все части растений — цветки, плоды, кору, листья — от различных заболеваний. Некоторые виды входят и в фармакопеи.

В семействе жимолостных увековечено имя Карла Линнея, великого шведского натуралиста. Названная Гроновиусом в его честь линнея (Linnaea) — скромный и изящный кустарничек северных лесов — была его любимым растением. Она изображена почти на всех его портретах, печатях и в его гербе. «Planta nostra» (наше растение) — с такими словами приводит это растение в Лапландской флоре (Flora Lapponica) ее автор, создатель бинарной номенклатуры и половой системы растений.

### СЕМЕЙСТВО АДОКСОВЫЕ (ADOXACEAE)

Семейство состоит из одного монотипного циркумбореального рода *адокса* (Adoxa). Адокса растет в умеренных областях северного полушария — в горах до альпийского пояса, на севере — до арктических областей и характерна для широколиственных и смешанных лесов, где она встречается вдоль ручьев и канав. Цветет адокса одна из первых весной, обычно еще до полного распускания листьев на деревьях. При цветении адокса издает слабый мускусный запах, обусловленный присутствием иридоидного глюкозида в цветках. Отсюда происходит видовой эпитет — *адокса мускусная* — (A. moschatellina) и русские названия мускатница, мускусница. Название «адокса» в переводе с греческого означает «бесславный» и выбрано К. Линнеем из-за мелких, зеленоватых, малозаметных и быстро отцветающих цветков.

Адокса — небольшое (высотой 5—15 см) многолетнее травянистое растение с коротким белым корневищем, с несколькими дважды-тройчатыми прикорневыми и двумя супротивными тройчатыми стеблевыми листьями. Цветки собраны по пять в верхушечных головках и отличаются в зависимости от положения цветка: верхушечный цветок обычно 4-членный, актиноморфный, с двураздельной чашечкой, боковые цветки обычно 5-членные (иногда 4- или 6-членные), слегка зигоморфные и имеют 3-раздельную чашечку. Тычинок 4, 5 или 6; они прикреплены к венчику и чередуются с его лопастями; тычинки расщеплены до основания надвое, в результате чего каждая половинка несет лишь полпыльника. Гинецей из 3—5 плодолистиков со свободными столбиками и головчатыми рыльцами. Завязь полунижняя, 3—5-гнездная, с 1 семязачатком в каждом гнезде. Плод — синкарпная костянка. Семена с маленьким зародышем, расположенным у верхушки обильного эндосперма.

Нектарный диск, находящийся в основании тычинок, легко доступен маленьким короткохоботковым насекомым, а после дождя, прибивающего цветки к земле,— также мухам, муравьям и мелким улиткам. Собирая нектар и пыльцу и соприкасаясь поочередно то с пыльниками, то с рыльцами, они таким образом осуществляют опыление. При отсутствии посещений насекомых, первоначально прямостоячие тычинки удлиняются и сгибаются к рыльцу, в результате чего происходит самоопыление. Однако как перекрестное, так и самоопыление не всегда приводит к образованию плодов и очень часто, особенно в сухих местах, адокса размножается только вегетативно корневищем. Если все-таки плоды созревают, то к этому времени стебель слабеет, дуговидно изгибается, в верхней части спирально закручивается вокруг своей оси и плоды оказываются у поверхности земли или воды. Сочная мякоть костянок привлекает рыб; также охотно плоды поедаются птицами, однако, поскольку они созревают в начале лета, во время гнездования птиц, то не расселяются на большие расстояния.

### СЕМЕЙСТВО ВАЛЕРИАНОВЫЕ (VALERIANACEAE)

Семейство валериановых содержит 13 родов, заключающих свыше 400 видов. *Валериана* (Valeriana) насчитывает около 200 видов, которые распространены в умеренных и холодных районах Евразии, Северной Америки и Южной Африки. Главная область распространения валериан (40% объема рода) и наибольшее разнообразие жизненных форм рода представлено в Андах Южной Америки.

В Старом Свете наиболее богаты видами валериановых Средиземноморье и Западная Азия. Здесь находится центр разнообразия однолетних *валерианелл* (Valerianella). Всего этот род насчитывает около 60 видов, распространенных от Южной Европы до Ирана, Афганистана и Средней Азии. Средиземноморскими родами являются также *кентрантус* (Centranthus) и *федия* (Fedia). Уже в наше время был описан эндемичный для Кавказа (Дагестан) монотипный род, близкий валерианеллам,— *ложнобеткея* (Pseudobetckea).

На территории СССР представлены валериана, валерианелла, кентрантус, ложнобеткея, а также несколько видов азиатского рода *патриния* (Patrinia).

Многие растения семейства, например, валерианы, предпочитают влажные местообитания — берега рек, озер, родники на равнинах или в горах. Другие растения — петрофиты — устилают ковром скалы, например *валериана горная* (V. montana) и *валериана наскальная* (V. saxatilis). Около вечных снегов на альпийских лугах можно видеть *валериану кельтскую* (V. celtica). Особенно хорошо приспособлены к аридному климату Средиземноморья, Западной и Средней Азии однолетние валерианеллы, растущие на каменистых и щебнистых склонах в степном и полупустынном поясах гор, а также на окультуренных и фертильных почвах в качестве сорных растений.

В семействе валериановых, особенно в пределах рода валериана, наблюдаются самые разнообразные жизненные формы. Этот крупный род являет пример величайшего разнообразия в строении вегетативных органов и приспособления к самым различным условиям обитания (от холодных высокогорий и арктических тундр до жарких пустынь, от сухих скал до болот) при удивительном однообразии и постоянстве в строении цветка и плода. Если бы не последнее, то казалось бы невозможным объединить в одном роде столь разноликие растения, как скажем, европейская субтильная валериана кельтская и андские кустарниковые валерианы с кожистыми листьями. Наиболее распространены многолетние травы разных размеров, от крошечных альпийских валериан — *лежачей* (V. supina) и *кельтской* (V. celtica) — до крупных растений из группы *валерианы лекарственной* (V. officinalis, табл. 52), достигающих в высоту 2 м. Однолетние валерианы встречаются в Средиземноморье, а также в Северной Америке и в Андах Южной Америки. Многие виды из Центральной Америки и из Северо-западной части Южной Америки имеют свекловидно утолщенный корень, например, *валериана мексиканская* (V. mexicana), *валериана луковичная* (V. bulbosa), *валериана расставленная* (V. remota) и др. В горах Мексики на высоте около 3000 м над уровнем моря — *валериана обнаженная* (V. denudata), у которой из довольно крупного клубня выходит красноватый стебель, несущий верхушечное плотносжатое соцветие и широкие, охватывающие стебель листовые влагалища с редуцированными листовыми пластинками (рис. 202, *1*). Клубненосные валерианы встречаются и в Старом Свете, например у нашей равнинной степной *валерианы клубненосной* (V. tuberosa).

В Центральной Америке растут лиановидные валерианы, например *валериана цепкая* (V. scandens, на Кубе и в Гватемале) и *валериана Павона* (V. pavonii, в Колумбии). В роде валериана, кроме трав, известны полукустарники и кустарники. Примером корневищного полукустарника может быть *валериана килиманджарская* (V. kilimandscharica), достигающая в высоту почти метра и растущая на болотах, кочковатых лугах, вдоль ручьев и на сырых скалах на высоте 2800—4570 м (горы Килиманджаро).

Очень необычна для нашего представления о валерианах группа кустарниковых валериан: *валериана бонпландская* (V. bonplandicina, рис. 202, *2*), *валериана Иеронима* (V. hieronymii), *валериана опушенная* (V. hirtella), *валериана мелколистная* (V. microphylla) и другие, растущие в Северных Андах (Эквадор, Перу, Колумбия). Эти валерианы достигают в высоту иногда 2,5 м, имеют цельные плотнокожистые вечнозеленые листья и сближенные междоузлия, так что обычно листья черепитчато налегают друг на друга. Здесь же, в экстремальных условиях на высоте 3000—4000 м, растет *валериана жесткая* (V. rigida, рис. 202, *3*), представляющая собой многолетнюю траву с сильноутолщенным корневищем; стебель редуцирован, так что жесткие шиловидные листья собраны в густую розетку, в верхней части которой скучены типичные для всех валериан цветки.

Листья валериановых в прикорневой розетке или расположены супротивно, часто перистолопастные, перистораздельные или цельные, очень разнообразной формы, без прилистников, основанием охватывающие стебель.

Цветки валериановых обычно мелкие, в многоцветковых соцветиях, иногда головчатых, редко одиночные в пазухах листьев 5-членные, обоеполые или однополые, и тогда растения двудомные или полигамные, например *валериана двудомная* (V. dioica), для которой свойствен диморфизм цветков: женские цветки мелкие, длиной до 1,5 мм, белые, а мужские крупные, длиной около 3 мм, широковоронковидные и розоватые. Диморфизм цветков наблюдается и у обоеполых валериан, например, у *валерианы трехкрылой* (V. tripteris, рис. 203), а также и в других родах, в частности у высокогорного гималайского нардостахиса (Nardostahys). У *нардостахиса ятаманского* (N. jatamansi) известны две формы: крупноцветковые с обычно голыми чашечками и прицветниками и мелкоцветковые с чашечками и прицветниками густо опушенными короткими жесткими волосками. Соответственно этим формам недавно были обнаружены два типа пыльцы: с отчетливо выраженными шипами и с более сглаженными шипами.

Цветки валериановых более или менее асимметричные или иногда почти актиноморфные (нардостахис, патриния, рис. 203, *5*). Пятилопастная чашечка хорошо развита только у

нардостахиса, у других родов она зубчатая (2—4-зубчатая у федии), но чаще представлена надпестичным кольцом, которое различным образом разрастается при плодах. У федии, патринии и особенно у валерианеллы образуется широкая воронка или чаша, различная по форме у разных родов и видов. По этому признаку отличаются виды валерианелл; малозаметный при цветении отгиб чашечки при плодах более или менее сильно разрастается в виде воронки или чаши или же в виде длинных симметричных или несимметричных зубцов или лопастей; нередко он почти не развит (лишь в виде малозаметных бугорков, выступов или неясных зубчиков), редко пузыревидно вздувающийся (в небольшом отверстии наверху виден зубчатый край, рис. 203, *9—13*).

У валериан и у кентрантуса в цветке зубцы чашечки выражены слабо и завернуты внутрь, но при плодах они разрастаются в перистые ости, спаянные меж собой в основании и образующие хорошо заметный белый хохолок (рис. 203, *7*), гомологичный хохолку сложноцветных. Плоды с таким хохолком могут превосходно летать и переноситься ветром на большие расстояния. У плодов патринии летательным приспособлением является значительно увеличенный прицветный лист, который может быть ошибочно принят за чашечку (рис. 203, *8*).

Венчик валериановых почти всегда трубчатый, воронковидный, 5-лопастный (только у некоторых валериан 3—4-лопастный). У однолетних федии и *плектритиса* (Plectritis) наблюдается тенденция к образованию губы. В основании трубки венчика имеется мешковидное вздутие (что характерно для валериан), внутри которого находятся волоски. У кентрантуса длиннотрубчатый венчик имеет еще длинную трубчатую шпору, у кавказского *кентрантуса длинноцветкового* (C. longiflorus) она достигает в длину 10 мм при общей длине цветка до 20 мм (рис. 203, *6*), до основания которой могут достать только самые длиннохоботковые насекомые. Эта особенность дала название роду, которое происходит от греческого слова kentron — шпора.

К трубке венчика прикреплены тычинки, которые чередуются с его лопастями и возвышаются над венчиком. Число тычинок в семействе различно: 4 у нардостахиса, патринии (кроме высокогорной гималайской *патринии однотычинковой* — P. monandra), 3 у валерианы, валерианеллы, 2 у федии и 1 у кентрантуса. Гинецей состоит из 3 плодолистиков, из которых плодущим является только один. Плод сухой, ореховидный, однолакунный (кентрантус, валериана) или трехлакунный, с двумя стерильными лакунами (федия, патриния, валерианелла). Семена с прямым зародышем, кото-

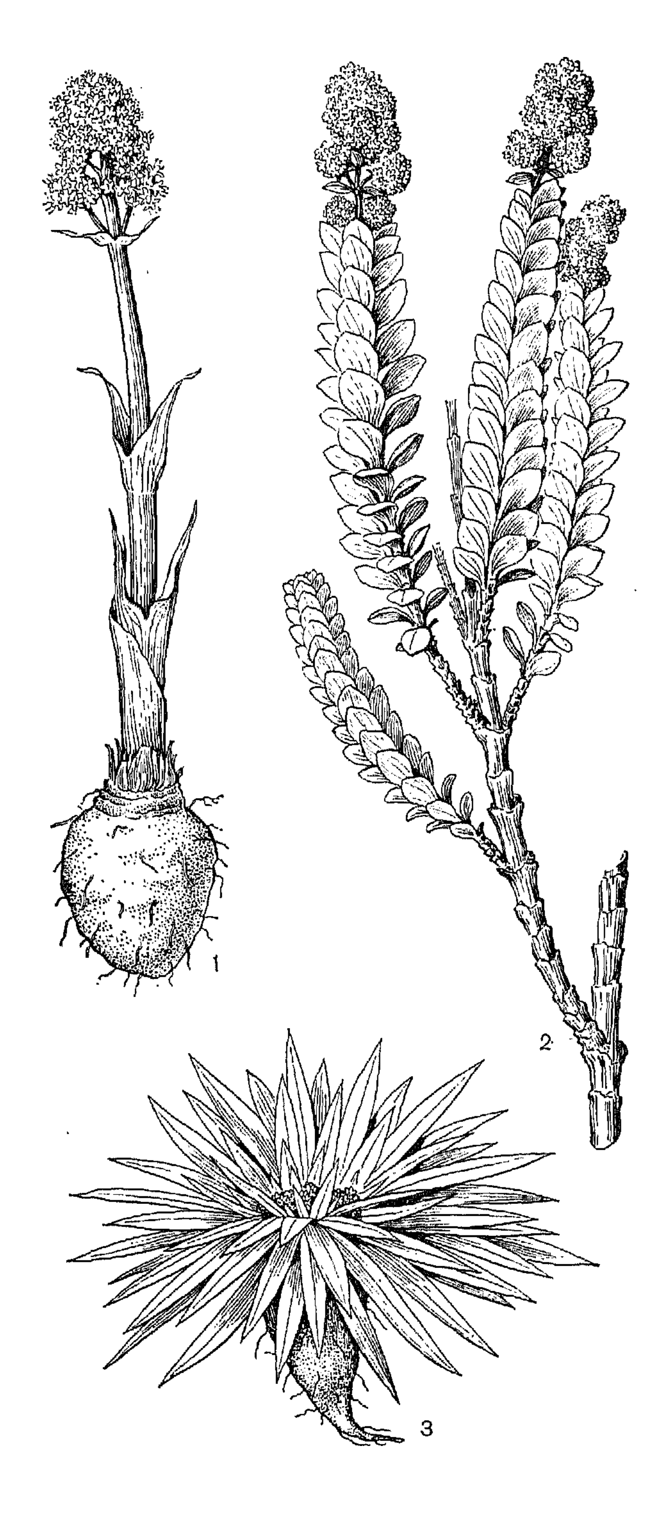



Рис. 202. Виды рода валерианы (Valeriana).

*1* — валериана обнаженная (V. denudata); *2* — валериана бонпландская (V. bonplandicina); *3* — валериана жесткая (V. rigida).

рый полностью заполняет семя, так что эндосперм отсутствует.

По строению цветков валериановые похожи на жимолостные. Например, цветок нардостахиса в основном сходен с цветком абелии (Abelia). Встречающийся среди жимолостных трехплодолистиковый гинецей только с одним фертильным плодолистиком становится особенностью валериановых, а тенденция олигомеризации андроцея, которая началась у жимолостных, достигла своего апогея у валериановых, где большинство родов имеют 3, а у некоторых 2 или даже 1 тычинку. Родство этих двух семейств подтверждается также наличием валериановой кислоты у бузины и калины.

Почти все многолетние валериановые имеют характерный запах и горький вкус, который объясняется присутствием эфирного масла, содержащего валериановую кислоту, камфару, ванерол, а также алкалоиды валерин и хатинин. Благодаря этому растения семейства являются сырьем для приготовления успокаивающего, тонизирующего и стимулирующего средства, широко используемого в медицине. Со времен древней Греции (Диоскорид) и Рима (Плиний) широко известна валериана лекарственная, как крайне важное лекарственное растение. Так как естественные запасы этого растения не удовлетворяют потребности в нем медицины, его давно культивируют в промышленных масштабах.

Кроме валерианы лекарственной используют другие виды валерианы. Валериановую настойку можно получить также из корней патриний.

Помимо лекарственного средства, валериановые издавна использовались для приготовления ароматических мазей и духов. Особенно известны «нарды» — разнообразные смеси, приготовляемые из приятно пахнущих растений этого семейства. Наиболее известен индийский (настоящий) нард, приготовляемый из индийского гималайского растения нардостахиса, который как высокоценное растение разводился в культуре. Это многолетняя трава с узкими цельными листьями, головчатым соцветием из красных цветков. Эфирные масла, получаемые из корня и стебля, использовались для изготовления дорогих парфюмерных мазей и для приготовления черной краски для волос.

В Европе для приготовления кельтского нарда используют *валериану кельтскую* (V. celtica), растущую в Альпах. Нижняя часть стебля и корень этого растения имеют горький и жгучий вкус и сильный проникающий запах, который довольно долго сохраняется у сухого растения (еще К. Линней заметил, что в гербарии растения сохраняют запах после 100 лет хранения). Возможно, что и *валериана салиунка* (V. saliunca) использовалась для приготовления кельтского нарда. Известно, что в XIX в. в Штирии (Австрия) жители собирали ее в больших количествах и отправляли в Сирию и Египет, где использовали для ароматизации бань.

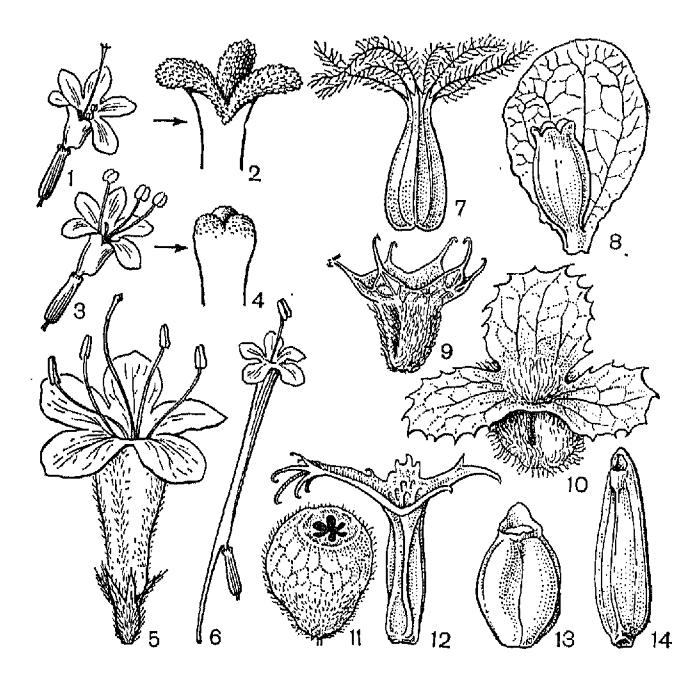



Рис. 203. Валериановые.

Валериана трехкрылая (Valeriana tripteris): *1* — функционально женские цветки; *2* — рыльце с бугорчатой поверхностью; *3* — функционально мужские цветки; *4* — рыльце с гладкой поверхностью. Нардостахис ятаманский (Nardostachys jatamansi); *5* — цветок. Кентрантус длинноцветковый (Centrantus longiflorus); *6* — цветок. Валериана лекарственная (Valeriana officinalis); *7* — плод. Патриния сибирская (Patrinia sibirica); *8* — плод с прицветным листом. Разнообразие форм чашечки при плодах валерианеллы (Valerianella); *9* — валерианелла венценосная (V. coronata); *10* — валерианелла Дюфрена (V. dufresnia); *11* — валерианелла пузыревидная (V. vesicaria); *12* — валерианелла кулябская (V. kulabensis); *13* — валерианелла тупая (V. amblyotis). Ложнобеткея кавказская (Pseudobetckea caucasica); *14* — плод.

Некоторые растения семейства используют в пищу ранней весной в качестве салатного растения. В Южной Европе в этом отношении известны *валерианелла огородная* (V. locusta), *валерианелла венценосная* (V. coronata) и другие, а также *федия рогатая* (F. cornucopiae), которые культивируют. Это однолетние растения с малой продолжительностью жизни, которые за несколько месяцев не успевают вырабатывать горькие и ароматические вещества, свойственные многолетним растениям, и обычно имеют мягкие и почти безвкусные листья.

В Атлантической Северной и в Центральной Америке индейцы едят большие мясистые клубни валериан, например *валерианы съедобной* (V. edulis), которые перед этим они жарят на раскаленных камнях.

Рис. 204. Ворсянковые и мориновые.

Скабиоза джунгарская (Scabiosa songarica): *1* — верхняя часть стебля с соцветием; *2* — отдельный цветок из внутреннего круга; *3* — зрелый плод. Морина кокандская (Morina kokanica); *4* — верхняя часть стебля с соцветием; *5* — цветок; *6* — плоды.

Многие валериановые используют как декоративные растения. Очень эффектна в садах «*красная валериана*» (Centranthus ruber), ярко-красные щитки соцветий которой украшают холмы и невысокие горы в Южной Европе. Нередко как декоративное растение культивируют и валериану лекарственную; красивы прицветные листья у красных или белых цветков «африканской валерианы» — *федии шерстистоплодной* (F. eriocarpa) и федии рогатой.

## СЕМЕЙСТВО МОРИНОВЫЕ (MORINACEAE)

В горах Средней Азии в разреженных арчевниках, по щебнистым склонам и обнажениям в субальпийском и альпийском поясах можно встретить куртины многолетних высоких и часто колючих трав с желтыми, розовыми и красноватыми цветками, похожими на цветки губоцветных или акантовых. Это виды рода *морина* (Morina, рис. 204) — единственного представителя семейства мориновых. В роде около 17 видов, которые распространены в горных районах от Греции и Южной Болгарии до Центрального и Юго-Западного Китая; на юге ареал рода захватывает Сирию, Южный Иран, а на севере — Тянь-Шань и Джунгарский Алатау. Наибольшее число видов встречается в Гималаях и Юго-Западном Китае.

Мориновые — многолетние травы высотой до 100 см, с простым стеблем и мутовчато расположенными, чаще колючими листьями. В каждой мутовке по 4—6 перистолопастных или реже цельных листьев. Все части растения в той или иной степени опушены простыми и железистыми волосками. В эпидерме имеются и особые секреторные клетки, содержащие эфирные масла. Цветки расположены в пазухах верхушечных листовых мутовок. Мутовки расставлены и образуют сложное облиствленное метельчатое соцветие (тирс). Каждый цветок на короткой ножке, окружен трубчато-колокольчатой внешней чашечкой. Собственно чашечка двулопастная, выставляющаяся из внешней чашечки. Венчик зигоморфный, у отдельных видов длиной до 5 см, с длинной узкой трубкой, с двулопастной верхней и трехлопастной нижней губой белого, белого с розовым, розового, красноватого и лимонно-желтого цвета, с тонким запахом. Такие цветки приспособлены к опылению крупными длиннохоботковыми насекомыми типа бражников. Когда на нижнюю губу распускающегося в сумерках цветка садится насекомое, 2 имеющихся в цветке пыльника, прикрепленные концом к толстым и длинным тычиночным нитям и расположенные под верхней губой, вскрываются одновременно внутрь цветка, примерно так же, как у губоцветных (трепинг). Этому способствует и нали-

чие в клетках стенки зрелого 4-гнездного пыльника и ткани связника мощных фиброзных утолщений, которые действуют как пружины, разворачивающие пыльник. Столбик же находится за тычинками и изогнут на конце так, что крупное дисковидное рыльце, созревшее к этому моменту и располагающееся между пыльниками, выступает вперед и первым прикасается к спинке насекомого своей увлажненной липкой поверхностью, к которой прилипает пыльца.

Цветки слабопротогиничные. Не исключено и спонтанное самоопыление. Завязь нижняя, одногнездная, с одним висячим семязачатком. Плод ореховидный, вверху косо усеченный, бугорчато-морщинистый. Семя с тонкой кожурой, с маслянистым морщинистым с поверхности (руминированным) эндоспермом, окружающим прямой крупный зародыш.

Колючие одревесневшие прицветные листья, широкая колючая внешняя чашечка, в которой свободно находится плод, становятся механизмом, разбрасывающим семянки при воздействии сильного ветра или животных (пассивная автохория). Плоды, очевидно, поедают различные грызуны.

Хозяйственного применения виды мориновых не имеют, но некоторые виды очень декоративны, их заросли — настоящие цветники, украшающие горные ландшафты.

### СЕМЕЙСТВО ВОРСЯНКОВЫЕ (DIPSACACEAE)

В состав ворсянковых входит 10 родов и около 300 видов. Распространены они главным образом в странах Средиземноморья и в Западной Азии, а также в Европе, немногие из них доходят на востоке до Гималаев, Китая и Японии, на севере — до таежной зоны, а по горам Восточной Африки — до южной части континента. Они встречаются в лесах и на болотах, на сухих склонах, на субальпийских лугах и в степных, полупустынных и пустынных сообществах.

Это многолетние, двулетние и однолетние травы, реже полукустарники, с прямым или ветвящимся стеблем, иногда почти бесстебельные, часто высокие (высотой до 2,5 м), с супротивными простыми или рассеченными листьями без прилистников, в той или иной мере опушенные простыми и железистыми волосками. Цветки в верхоцветных соцветиях, образующих густые головки, внешне напоминающие соцветия сложноцветных. Головки состоят из конического, овального или почти плоского цветоложа, усаженного чешуйчатыми или пленчатыми, иногда редуцированными до щетинок прицветниками, с цветками, расположенными по нескольким спиралям снизу вверх, и окруженное многочисленными листочками общей обертки. Для ворсянковых характерно также наличие сросшейся вокруг цветка оберточки (или внешней чашечки), в то время как собственно чашечка редуцирована, расположена на верхушке завязи, и либо представлена ограниченным числом щетинок, либо полностью исчезает. Цветки, как правило, в той или иной мере зигоморфны, и особенно резко зигоморфны нередко увеличенные краевые в головке цветки. Венчик образует довольно длинную трубку, в отгибе 4- или 5-лопастный, с широкой гаммой расцветки — от белого, через все оттенки розового до темно-красного, синего, сиреневого и желтого цвета, без запаха. Тычинок 4, очень редко 2, с тонкими длинными нитями, прикрепленными в верхней части венчика; пыльники в бутоне интрорзные, но во время цветения выносятся из венчика далеко и поворачиваются на 90, а иногда и на 180°, становятся экстрорзными при вскрывании. Гинецей из 2 плодолистиков, псевдомономерный; завязь нижняя, одногнездная, с 1 висячим семязачатком.

Плод — орех, заключенный во внешнюю чашечку и обычно увенчанный остающейся чашечкой (если она развита). Семена с тонкой кожурой, маслянистым эндоспермом, окружающим прямой, хорошо дифференцированный, с мясистыми семядолями зеленый зародыш.

У ворсянковых довольно своеобразный и очень интересный порядок распускания цветков в соцветиях, происходящий волнами: от середины соцветия вверх и вниз; от основания соцветия и середины соцветия — вверх; от основания соцветия к его вершине — вверх. Цветки ворсянковых перекрестноопыляемые, протандрические, поэтому в цветущем соцветии можно наблюдать три четкие фазы: интерфазу — когда все цветки открыты, но и пыльники и рыльце находятся еще внутри венчика; мужскую фазу — когда все пыльники выносятся за пределы венчика и начинают пылить, а рыльце в это время остается внутри цветка; женскую — когда пыльники отпылили и бóльшая часть их облетела, рыльца выступают за пределы венчика. Опыляются ворсянковые очень различными насекомыми, их цветки посещают мухи, пчелы, шмели, бабочки, различные жуки. Привлекает их нектар, выделяющийся на верхней поверхности завязи и собирающийся в нижней части трубки венчика, и довольно большое (во всем соцветии) количество пыльцы. У большей части родов спонтанное самоопыление полностью исключено. Более ярким и привлекательным делают соцветие также увеличенные у многих видов краевые цветки, функция которых зачастую ограничивается привлечением насекомых, так как семязачаток в них

не развит, и пыльники также часто абортируются. Краевые цветки открываются в головках первыми и не увядают до отцветания всего соцветия. Такое изменение функции краевых цветков и разделение функций между цветками привело к тому, что соцветие стало биологически подобно простому цветку.

У ряда видов и родов ворсянковых наблюдается еще одна особенность — образование гинодиэцичных соцветий, когда все цветки становятся функционально женскими, так как пыльники в них на ранних стадиях развития еще в бутонах полностью дегенерируют и пыльца вообще не образуется. Гинодиэцичные головки отличаются меньшей величиной, венчик краевых цветков у них не увеличен, срединные цветки почти трубчатые. Таким образом одновременно существуют особи с обоеполыми и с женскими соцветиями, а нередко они и преобладают (особенно у сивца).

Распространение плодов у разных родов ворсянковых происходит разными способами. У *ворсянок* (Dipsacus) из прицветных чешуй и жестких листочков общей обертки образуется катапультирующий механизм, который выбрасывает плоды при помощи крупных животных и людей, прикоснувшихся к плодоносящему растению. У родов *скабиоза* (Scabiosa) и *птероцефалус* (Pterocephalus) плоды снабжены приспособлением для полета и рассеивания ветром — широкие воронковидные пленчатые короны оберточки у скабиоз и хохолок из многочисленных щетинок у птероцефалуса. У видов *короставника* (Knautia) на основании плода образуется мягкий вырост — элайосома, который привлекает муравьев. Опавшие на землю плоды разносятся муравьями. У многих многолетних видов *головчатки* (Cephalaria), *сивца* (Succisa) и *сукцизеллы* (Succisella) прицветные чешуи не затвердевают, оберточка и чашечка не разрастаются и плоды, как жесткие зерна, осыпаются при покачивании стеблей на землю, где их могут поедать грызуны или птицы. У некоторых однолетних видов головчатки и скабиозы оберточка или собственно чашечка становится жесткой и часто колючей, что позволяет плодам цепляться к шерсти небольших животных, которые и распространяют их.

Наше знакомство с некоторыми родами семейства ворсянковых начнем с *головчатки*, или *цефаларии* (Cephalaria), насчитывающей около 70 видов, обитающих главным образом в Средиземноморье, Западной и Средней Азии и Южной Африке. Это однолетние, двулетние или многолетние травы, редко кустарники. Головка яйцевидная или полушаровидная, ложе соцветия с пленчатыми прицветниками. Листочки обертки пленчатые. Наружная чашечка 4-гранная, с 8 ребрышками. Сама чашечка блюдцевидная, мохнатая. Венчик 4-лопастный, голубой, сиреневый, белый или желтый. Многие виды головчатки декоративны, например кавказская *головчатка гигантская* (C. gigantea) или нижнедонская *головчатка Литвинова* (C. litvinovii), достигающие в высоту 1,5—2,5 м. В плодах однолетней *головчатки сирийской* (C. syriaca) много масла (до 30%). Масло этого растения принадлежит к высококачественным пищевым растительным маслам, поэтому плоды его применяют в некоторых районах Кавказа в качестве пищевого продукта, причем замечено, что добавка некоторого их количества в муку позволяет получать хлеб, который не засыхает и не черствеет долгое время. В Центральной Анатолии головчатку сирийскую иногда даже культивируют.

Во многих отношениях очень интересен уже упомянутый выше род *ворсянка* (Dipsacus). В этом роде около 15 видов, обитающих в умеренной и тропической Евразии, Средиземноморье и тропической Африке. Наибольшее число видов сосредоточено в Средиземноморье. Это двулетнее, реже многолетнее растение, обычно крупные травы с более или менее шиповато-щетинистыми стеблями. Ложе соцветия с пленчатыми прицветниками; прицветники с шиловидным остроконечием, колючие. Листочки обертки травянистые. Наружная чашечка 4-гранная, с 8 бороздками. Сама чашечка блюдцевидная. Венчик с длинной, неравно 4-зубчатой трубкой. У некоторых видов ворсянки, например у *ворсянки лесной* (D. fullonum) и *ворсянки посевной* (D. sativus), стеблевые листья срослись попарно основаниями, образуя чашеобразное вместилище. В этих вместилищах накапливается вода, и подымающиеся снизу насекомые, которых не могла удержать жесткая щетинистость стебля, падают в этот водный резервуар и погибают в нем. Если даже им удается благополучно переправиться через одну такую чашу, то впереди еще имеется вторая и третья, и пройти через все уже кажется маловероятным. Во многих таких чашах находят так много трупов, что вода превращается в бурую вонючую жижу, тем самым нектар цветков ворсянки защищается от нежеланных посетителей.

Особое место среди ворсянок занимает культурный вид ворсянка посевная, прицветники которой представляют собой упругие, крепкие и эластичные чешуи, заостренные и книзу отогнутые взацеп, в то время как у большинства диких видов они прямые и ломкие. Именно поэтому с глубокой древности применялись ее соплодия (ворсовальные шишки) для ворсования тканей. При изготовлении мягких хлопчатобумажных тканей (фланелей, бархата) и особенно высококачественных шерстяных драпов

ворсовальная шишка очень долгое время была незаменима. Этот вид разводился во всех странах Европы в промышленных целях и на экспорт, а со второй половины XVIII в. известен в культуре и в России, еще позже — в Америке. Однако с началом применения искусственных металлических кард для ворсования тканей промышленное значение ворсовальных шишек уменьшилось. В СССР ворсянку возделывают в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. В семянках этого вида содержится большое количество масел (до 30%), их применяли в качестве корма для певчих птиц. Происхождение ворсянки посевной точно неизвестно, но есть предположение, что она возникла в древности от средиземноморской *ворсянки дикой* (D. ferox).

Довольно крупным родом является *короставник* (Knautia), насчитывающий около 50 видов, произрастающих в Европе, Средиземноморье и в Западной Азии, а повсеместно распространенный у нас *короставник полевой* (K. arvensis) достигает в Европе и Азии холодной зоны. У короставника ложе соцветия с жесткими волосками, листочки обертки травянистые, наружная чашечка сплюснуто-4-гранная, сама чашечка блюдцевидная, с 3 щетинковидными зубцами. Венчик 4-надрезанный, лиловый или почти белый.

Самый крупный в семействе ворсянковых род *скабиоза* (Scabiosa, см. рис. 204, табл. 53) насчитывает около 120 видов, распространенных главным образом в Средиземноморье и Западной Азии; отдельные виды встречаются в Восточной и Южной Африке, Северной Евразии, Восточной Азии. Это однолетние, двулетние или многолетние травы, иногда с деревянистым основанием. Ложе соцветия с пленчатыми прицветниками. Листочки обертки травянистые. Внешняя чашечка обычно с крыловидным ворончатым или даже колесовидным отгибом. Чашечка блюдцевидная, с 5 длинными щетинками. Венчик 5-лопастный. У ряда видов скабиоз в зрелых семенах очень скудный эндосперм, содержащий запасные белки, в отличие от остальных ворсянковых, у которых эндосперм довольно обильный и с запасными жирами. Многие скабиозы принадлежат к числу красивоцветущих растений и являются перспективными декоративными видами, а некоторые из них уже давно применяются в цветоводстве. У некоторых скабиоз обнаружены сапонины.

## ПОРЯДОК ЛОАЗОВЫЕ (LOASALES)

### СЕМЕЙСТВО ЛОАЗОВЫЕ (LOASACEAE)

К этому семейству принадлежат 15 родов и около 300 видов, распространенных почти исключительно в тропических, субтропических и умеренных областях Америки. Лишь род *киссения* (Kissenia) с 1—2 видами — африканоюжноаравийский.

Лоазовые — вьющиеся или прямостоячие растения, большей частью травы, редко кустарники или невысокие деревья. Многие виды семейства обитают в горах, причем некоторые из них, растущие в Андах, способны успешно развиваться на больших высотах, вплоть до границы вечных снегов. Встречаются лоазовые и в засушливых районах, на каменистых склонах, в сухих прериях и равнинах, но также на лугах и в лесах.

Для представителей семейства очень характерно наличие на листьях и стеблях разнообразных волосков: одно- и многоклеточных, колючих, крючковатых, якоревидных и иных, часто жгучих; нередки волоски с цистолитами. У некоторых лоазовых волоски удивительно напоминают жесткие волоски на подставках, свойственные многим бурачниковым. Но именно для лоазовых характерны своеобразные пагодообразные волоски (рис. 205).

У лоазовых простые, очередные или супротивные листья.

Цветки 5-членные, реже 4—7-членные, часто собранные в соцветия (обычно верхоцветные). Тычинок 5, 10 или иное число, часто очень большое; например, у некоторых видов рода *ментцелия* (Mentzelia) около 200 тычинок. Все они или часть из них фертильные; часто они собраны в пучки, а тычиночные нити срастаются в колечко или короткий цилиндр. Для многих лоазовых характерно также наличие стаминодиев и особых нектарных чешуек. Гинецей из 5—3, редко 6—7 плодолистиков; столбик 1; завязь нижняя или почти нижняя; семязачатки анатропные, число их колеблется от многих до 1. Плод — локулицидная или септицидная коробочка, часто со спирально закрученными створками; реже плод ореховидный. Семена с эндоспермом, реже он отсутствует.

В целом цветки лоазовых, иногда весьма эффектные, хорошо приспособлены к насекомоопылению.

Некоторые виды лоазовых с крупными белыми цветками цветут и опыляются ночью. Насекомых привлекает обильный сладкий нектар, содержащийся в нектарных чешуйках. Однако у цветков, оказавшихся почему-либо неопы-

ленными насекомыми, наблюдается самоопыление. Кроме того, известны лоазовые, имеющие клейстогамные цветки.

Легкие, спирально закрученные и более или менее шаровидные плоды некоторых лоазовых приспособлены к анемохории. Даже самое незначительное дуновение ветра способно перекатывать подобные плоды; обороты их спирали расходятся и через образовавшиеся щели высыпаются семена.

У рода киссения анемохория осуществляется за счет 5 чашелистиков, которые ко времени созревания плодов превращаются в крыловидные выросты.

Некоторые лоазовые культивируют как декоративные.

## ПОРЯДОК СИНЮХОВЫЕ (POLEMONIALES)

### СЕМЕЙСТВО ВЬЮНКОВЫЕ (CONVOLVULACEAE)

Тесно связанное с синюховыми семейство вьюнковых насчитывает более 50 родов и 1500 видов, распространенных по всему земному шару, исключая лишь самые северные области. Наиболее широко оно представлено в тропиках Азии и Америки, немало их и в Африке и на Мадагаскаре. Обычны вьюнковые и в умеренных широтах обоих полушарий.

Большинство вьюнковых — многолетние и однолетние травы, реже встречаются кустарники и совсем редко деревья. Среди трав и кустарников много растений с вьющимися или распростертыми стеблями и клубневидно утолщенными корнями. Листья очередные, цельные, реже лопастные или перисторасчлененные, часто опушены простыми или железистыми волосками, придающими им шелковистый блеск.

Цветки часто довольно крупные, одиночные и пазушные или чаще собраны в конечные или пазушные соцветия (дихазии). Они обоеполые или редко двудомные, актиноморфные, 5-членные и снабжены прицветничками и экстрафлоральными нектарниками, расположенными в их основании. Чашелистики обычно свободные, в женских цветках африканского рода *хильдебрандтия* (Hildebrandtia) два наружных чашелистика сильно разрастаются при плодах (рис. 206). Венчик сростнолепестный, воронковидный или реже колокольчатый или трубчатый, от темно-фиолетовых, пурпурных, нежно-розовых до белых тонов. Тычинки в одинаковом числе с лепестками, прикрепленные к основанию трубки венчика, чередуясь с лепестками. Внутрь от андроцея располагается кольцевой или чашевидный нектарный диск. Гинецей обычно состоит из 2, редко из 3—5 плодолистиков, обычно с более или менее сросшимися нитевидными столбиками, редко рыльца сидячие; завязь верхняя, обычно 1—2-гнездная, редко 3—5-гнездная, с 1—2 семязачатками в каждом гнезде. Плод обыкновенно локулицидная коробочка, редко плод нераскрывающийся, сочный или ореховидный. Семена с большим зародышем со складчатыми семядолями и твердым, хрящеватым эндоспермом.

Яркая окраска лепестков, наличие нектара и свойственный многим запах ванили или меда привлекают многочисленных насекомых (пчел, бабочек, мух), опыляющих цветки вьюнковых. Чтобы достать нектар из диска, расположенного в основании завязи, насекомые вынуждены раздвигать тычинки и при этом неизбежно касаться сначала вверх направленных рылец, а затем находящихся ниже пыльников. Среди насекомых, опыляющих цветки вьюнковых, есть и такие, как, например, обычный в тропиках шмель-плотник, которые достают нектар не только из раскрытых цветков, но охотятся и за нектаром бутонов. Защитой от подобного рода «опылителей» служат муравьи, привлеченные расположенными в основании цветка экстрафлоральными нектарниками. Многие вьюнковые опыляются птицами и мелкими животными. В Америке крупные воронковидные цветки *ипомеи ярко-красной* (Ipomoea coccinea) опыляются колибри, а душистые, раскрывающиеся ночью цветки *ипомеи белой* (I. alba), называемой лунным цветком и широко распространенной в тропиках обоих полушарий, ночными мотыльками (Manduca sexta) и летучими мышами.

Цветки многих вьюнковых недолговечны. Так, большие нежно-розовые цветки *вьюнка полевого* (Convolvulus arvensis), открываясь утром, увядают к вечеру того же дня; дневной красавицей называют и обычную в наших садах *ипомею трехцветную* (I. tricolor) за ее свойство закрывать цветки уже к 16 ч. Цветки вьюнковых резко реагируют на недостаток освещения, оставаясь закрытыми в дождливую и сумеречную погоду. Более того, недостаток света вызывает у вьюнков клейстогамию: цветки остаются нераскрытыми и опыление происходит внутри их.

Семена растущих на морских побережьях и берегах рек ипомей, вьюнков и *повоев* (Calystegia) переносятся потоками воды. Благодаря воздушной полости они держатся на поверхности воды до тех пор, пока течение не прибьет

их к берегу. Часть семян тонет и прорастает под водой или сохраняется некоторое время под слоем песка и ила, дожидаясь отступления воды. Плавать могут и вегетативные части растений, например оторвавшиеся побеги вьюнковых и повоев, способные потом укореняться. Мелкие семена *дихондры ползучей* (Dichondra repens, рис. 206), растущей на болотах и влажных местах, путешествуют, прилипая к лапкам гнездящихся там птиц. Легкие, опушенные длинными, тонкими волосками семена других вьюнковых разносятся ветром. Однако среди вьюнковых наблюдается зоохория. Ягодообразные плоды видов очень интересного азиатско-австралийского рода *эрициба* (Erycibe) хорошо заметны на большом расстоянии и охотно поедаются птицами. В зобах голубей были найдены и семена вьюнка полевого. Упавшие на землю плоды подбирают мелкие наземные животные. У норок полевки социальной (Microtus sociale) нередко можно видеть целые заросли вьюнка полевого, чьи оставшиеся семена она выбрасывает при очередной чистке норки. Интересный пример самозарывающихся плодов представляет монотипный эфиопский род *нефрофиллум* (Nephrophyllum), чьи плодоножки изгибаются вниз и односемянные плоды зарываются в землю. В природе вьюнковые иногда более успешно, чем семенами, размножаются вегетативно при помощи длинных ползучих стеблей и корневых отпрысков, достигающих нередко значительных размеров. Примером может служить пантропическая *ипомея двулопастная* (I. pes-caprae), чьи стебли, оплетающие пески прибрежных дюн, вырастают длиной до 18 м.

Экологическая амплитуда вьюнковых довольно широка. Представителей этого семейства можно с одинаковым успехом встретить по берегам морей и на высокогорных пастбищах на высоте 2500 м над уровнем моря. Растут они на открытых степных пространствах и в пустынях, среди кустарников и на границе дождевых лесов, во влажных бамбуковых и мангровых зарослях и в открытой воде, на болотах и на заливных лугах и солончаках, на сухих горных склонах и по берегам рек. Среди вьюнковых встречаются растения, почти полностью приуроченные к морским побережьям.

Вьюнковые делятся на 3 подсемейства — умбертиевые (Humbertioideae), дихондровые (Dichondroideae) и собственно вьюнковые (Convolvuloideae). К первому подсемейству относится мадагаскарский род умбертия с единственным видом *умбертия мадагаскарская* (Humbertia madagascariensis). Это высокое дерево с цельными листьями и одиночными пазушными зигоморфными цветками, лишенными нектарного диска. Гинецей, состоящий из 2 плодолистиков,

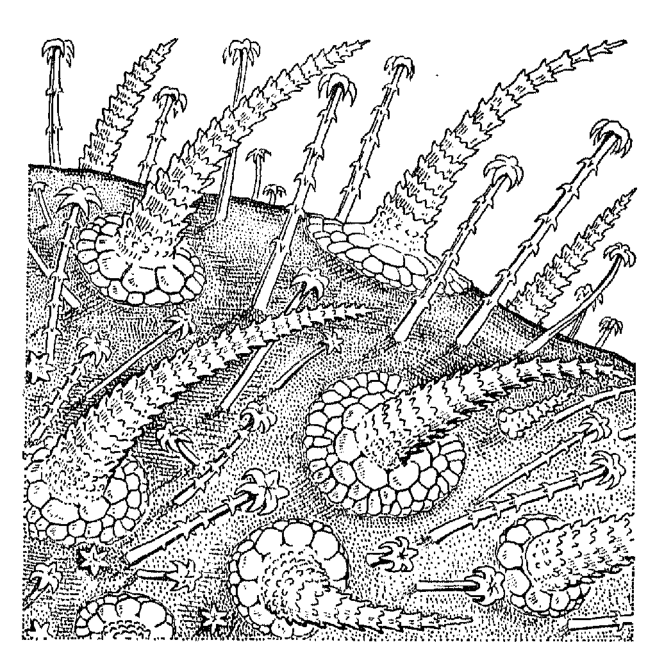


Рис. 205. Волоски на листьях ментцелии гладкостебельной (Mentzelia laevicaulis).

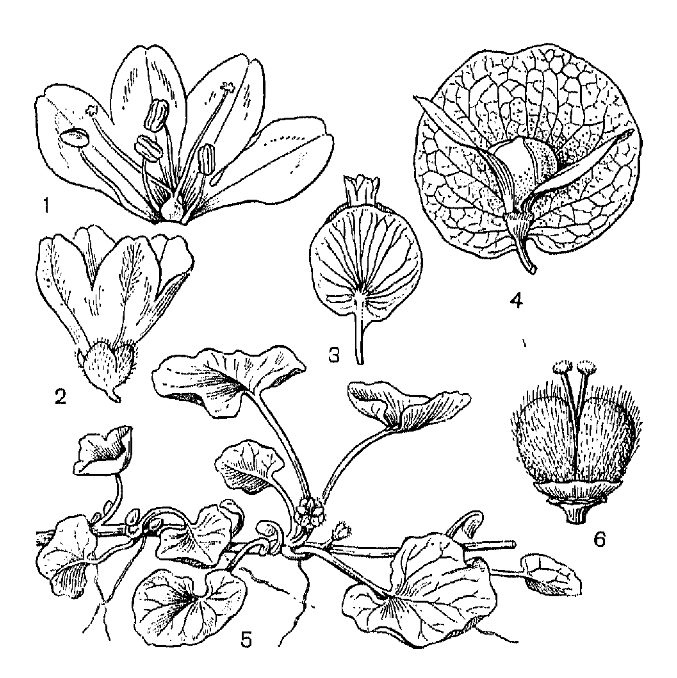



Рис. 206. Вьюнковые.

Хильдебрандтия чашелистиковая (Hildebrandtia sepalosa): *1* — раскрытый мужской цветок (видны сморщенные рыльца); *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок; *4* — плод (один из чашелистиков удален). Дихондра ползучая (Dichondra repens): *5* — общий вид растения; *6* — гинецей с гинобазическими столбиками.

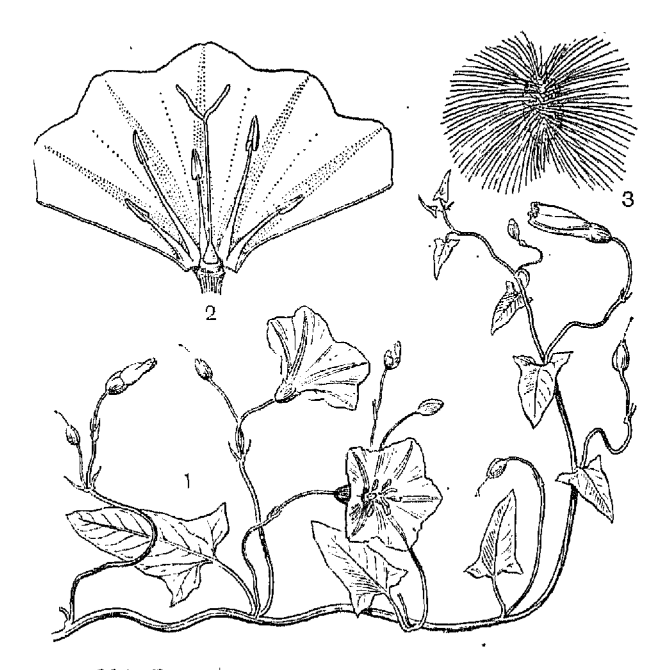



Рис. 207. Вьюнковые.

Вьюнок полевой (Convolvulus arvensis): *1* — общий вид растения; *2* — развернутый цветок. Ипомея длиннотрубчатая (Ipomoea longituba): *3* — семя.

поднят на коротком и толстом гипофоре. Плод у умбертии сухой, нераскрывающийся, 4-семянный. Некоторые ботаники выделяют этот довольно изолированный в семействе вьюнковых род в отдельное семейство умбертиевых (Humbertiaceae).

Подсемейство дихондровых состоит из двух родов — *дихондра* (Dichondra, около 10 видов в тропиках и субтропиках Восточной Азии, Австралии, Новой Зеландии и особенно Америки) и *фалькия* (Falkia, 35 видов в Восточной и Южной Африке). Гинецей у них разделен на 2 у дихондры и на 4 у фалькии части (ложная апокарпия), и столбики гинобазические. У некоторых видов дихондры наблюдается клейстогамия, и для некоторых из них характерна амфикарпия.

Подсемейство вьюнковых — самое большое в семействе. Оно, в свою очередь, подразделяется на несколько триб, из которых самая большая — триба собственно вьюнковых (Convolvuleae, рис. 207). Наиболее известным представителем этой трибы, как и всего семейства вьюнковых, является род *вьюнок* (Convolvulus). В этом роде до 250 видов, широко распространенных по земному шару, но главным образом в умеренных областях. Это травы, большей частью вьющиеся или стелющиеся, или кустарники. Самый обычный вид — *вьюнок полевой* (C. arvensis, рис. 207) — злостный многолетний корнеотпрысковый сорняк с бледно-розовыми цветками, растущий в посевах, на залежах, по насыпям, в оврагах, вдоль дорог и так далее. Многие виды вьюнка выращивают как декоративные растения. Есть среди них и лекарственные растения.

К вьюнку очень близок род *повой*, или *калистегия* (Calystegia, табл. 53). В этом роде около 25 видов, произрастающих главным образом в умеренных областях обоих полушарий, с несколькими видами в тропических и субтропических странах. Это многолетние вьющиеся или стелющиеся травы с одиночными цветками в пазухах листьев. *Повой заборный* (C. sepium) распространен у нас повсеместно в зарослях кустарников; его корни используют в Китае как овощ.

К трибе вьюнковых относится также большой род *ипомеа* (Ipomoea), насчитывающий около 500 видов, распространенных в тропических и тепло-умеренных областях обоих полушарий. Это большей частью многолетние или однолетние вьющиеся или стелющиеся, реже прямостоячие травы, кустарники или небольшие деревья, очень редко водные растения. Листья цельные, лопастные, пальчатые или перистые. В отличие от вьюнков, рыльца у видов ипомеи головчатые или слегка двухлопастные. К этому роду относится одно из ценнейших пищевых растений — *батат*, или *сладкий картофель* (I. batatas), широко возделываемый в тропических и субтропических странах. Это многолетнее травянистое растение с ползучими длинными стеблями, цельными или пальчатолопастными листьями, крупными цветками с розовым или белым воронковидным венчиком и клубневидно утолщенными боковыми корнями. «Клубни» батата гораздо калорийнее картофеля и отличаются от последнего сладким вкусом. Во многих странах, как, например, в Японии, батат является одним из основных пищевых растений. В нашей стране батат выращивают только в опытных посевах в Туркмении и Грузии. Батат происходит из Мексики, но в диком состоянии он там неизвестен. Предполагают, что он произошел от *ипомеи трехлопастной* (I. trifida), которая дико произрастает в Мексике. Интересно, что батат попал в Старый Свет (Океанию) задолго до Колумба. Когда знаменитый путешественник Кук высадился в Новой Зеландии, он обнаружил у маори культуру батата. Некоторые исследователи, как, например, П. М. Жуковский (1971), предполагают, что, возможно, древние перуанцы проникли в Полинезию издавна и завезли туда с собой батат. Вероятно, не случайно на языке древних перуанцев и на языке маори батат называется кумара или кумар. Сходные названия существуют во всей Океании. Конечно, не исключено, что коробочки батата были занесены в Океанию морскими течениями. Есть также

данные, что за 500 лет до нашей эры батат возделывали на Гавайских островах. В Европу и Африку батат попал уже после открытия Америки (в Испанию он был доставлен самим Колумбом).

В Китае и Таиланде употребляют в пищу зелень *ипомеи водяной* (I. aquatica), по вкусу напоминающей шпинат. В Микронезии это растение с ползучим или плавающим стеблем растет в открытой воде, встречается оно также на болотах, по берегам прудов и водоемов, на мелководье и на рисовых полях.

Многие представители этого рода обладают также лекарственными свойствами. Наиболее ценной в этом отношении является древняя культура ацтеков *ипомея слабительная*, или *ялапа настоящая* (I. purga), дикорастущая во влажных горных лесах Восточной Мексики. Иногда она выделяется в отдельный род *экзогониум* (Exogonium). Из клубневидно утолщенных корней ее получают смолистый млечный сок с большим (до 95%) содержанием гликозида конвольвулина, обладающим сильным слабительным действием.

### СЕМЕЙСТВО ПОВИЛИКОВЫЕ (CUSCUTACEAE)

К вьюнковым стоит очень близко и иногда даже объединяется с ними семейство повиликовые, состоящее из 1 рода *повилика* (Cuscuta). В роде более 150 (по мнению некоторых авторов, около 170) видов. Повилики широко распространены на всех континентах. Особенно много их в тропиках Америки и Африки, а также в Средиземноморье и в Западной Азии.

Повилики — вьющиеся паразитные травы. Их нитевидные или шнуровидные стебли с редуцированными до незаметных чешуек листьями (или полностью лишенными их) обвиваются вокруг растений-хозяев и присасываются к ним с помощью гаусториев. Большинство повилик — однолетние растения, но известны многолетние тропические виды. У некоторых повилик умеренного климата могут перезимовывать фрагменты стебля с гаусториальными присосками. Повилики паразитируют на представителях самых различных семейств, главным образом цветковых растений, в том числе на многих культурных растениях (на конопле, табаке, хмеле, смородине, тыквенных и др.). Большинство видов являются полифагами, например *повилика европейская* (C. europaea). Отдельные виды имеют ограниченный круг растений-хозяев или являются монофагами, как *повилика льняная* (C. epilinum), паразитирующая обычно на культурном льне. Но, кроме цветковых растений, питающими растениями для повилик могут быть представители из разных классов растительного царства: харовые водоросли, хвощевидные, папоротники (полиподиевые и марсилеевые) и хвойные (сосновые). В Западном Средиземноморье в стоячих водах обитает *повилика белая* (C. alba), атакующая растущие там водные растения — полушник и водоросль хару.

Повилики являются прекрасным примером эволюционного преобразования всего облика растения и особенностей его развития в связи с приспособлением к паразитированию на стеблях других растений. При прорастании зародыш повилики, свернутый в семени спирально, выдвигает сперва базальный (корневой) конец, который изгибается и частично погружается в почву. Нитевидный спиральный проросток вытягивается, и его верхушка производит вращательные движения. Экспериментально установлено, что сеянцы реагируют на влажность и химические вещества, выделяемые растением-хозяином. Такая стимуляция и активные движения проростка часто обеспечивают соединение повилики с растением-хозяином. Проросток быстро обвивает свою жертву, его корневой конец засыхает, а стебель растет по спирали. Спираль состоит из двух чередующихся типов завитков. Один является сжатым (кольцевидным), размещается почти перпендикулярно к стеблю хозяина и несет многочисленные гаустории. Другой завиток имеет крутую высоту, обычно без гаусториев, и, вероятно, способствует нахождению новых ветвей растения-хозяина.

Считается, что гаустории, возникающие из стебля повилики, гомологичны адвентивным корням, но значительно преобразованы. Они принимают форму диска, плотно прилегающего к коре ветви питающего растения. Из центральной части диска образуется группа клеток, которые внедряются в глубь ветви хозяина, до его центрального цилиндра. Повилики получают от питающего растения не только воду и минеральные вещества, но и органические соединения. Многие работы показали гормональную зависимость паразита от питающего растения, наличие у некоторых повилик изофазного с ним периода цветения (повилика полевая — C. campestris).

Цветки у повилик довольно мелкие, собраны в густые головчатые соцветия, короткий колос или кисть. Тип соцветия и число собранных в нем цветков широко варьируют у повилик. Чашечка полушаровидная, колокольчатая или трубчатая, с 5 (реже 4) лопастями, более или менее глубокораздельными. Венчик сростнолепестный, трубчатой или колокольчатой формы, с 5 (реже 4) лопастями, белый, палевый, желтый или красный. Тычинки прикреплены к трубке венчика супротивно выемкам между его лопастями. В цветке повиликовых имеется

необычное образование в виде короны из тонких пленчатых «чешуек», зубчатых или бахромчатых, более или менее приросших к стенкам трубки венчика. Эти чешуйки расположены под каждой тычинкой, и большинство ботаников считает их выростами оснований тычиночных нитей. Предполагают участие этой структуры в процессе опыления. В центре небольшого цветка повилики относительно крупный гинецей из 2—3 сросшихся плодолистиков. Он расчленен на верхнюю шаровидную завязь и один или два столбика. Строение столбиков и рыльца очень изменчиво. Столбики длинные или укороченные до полного исчезновения, когда рыльце становится почти сидячим. Завязь в верхней части двугнездная (редко 3-гнездная), с 2 семязачатками в каждом гнезде, сидящими на базальной плаценте. Семязачатки повернуты пыльцевходом (микропиле) к плаценте, где у повилик развивается специализированная ткань, называемая обтуратором. Ко времени опыления ее клетки сильно удлиняются, становясь похожими на волоски, и выделяют слизь, которая способствует росту и проникновению пыльцевых трубок в семязачаток.

Процесс опыления слабо изучен. В литературе отмечалось посещение цветков осами и другими перепончатокрылыми. Семена повилик созревают через 2—3 недели после опыления. Повилики обильно плодоносят. На одном растении образуется от 3 до 30 тыс. семян. От 1 до 4 семян заключены в шаровидной коробочке, раскрывающейся кольцеобразной поперечной трещиной в ее основании или иногда разрывающейся продольно. В зрелом семени клеточные оболочки эндосперма ослизняются и эта питательная ткань становится гомогенной многоядерной массой, обеспечивающей быстрый процесс прорастания зародыша. Зародыш повилик имеет оригинальное строение. Во время развития в семени его микропилярная часть превращается в массивный гаусториальный подвесок (суспензор) из крупных одноядерных или многоядерных клеток. Зрелый зародыш крупный, сильно удлиненный, спирально свернутый, со слабо дифференцированными органами. Его булавовидно утолщенный базальный конец не имеет зачатка корня, но содержит богатые запасы питательных веществ. Апикальный конец зародыша лишен семядолей, но некоторые виды имеют зачатки 2—4 очередно расположенных стеблевых чешуй. Эти особенности дифференциации зародыша тесно связаны с особенностями его прорастания и характером паразитизма повилики.

Семена распространяются различными путями, которые выработались в эволюции повилик в соответствии с особенностями их растений-хозяев. У многих видов семена распространяются вместе с семенами культурных растений, на которых они паразитируют. Интересно, что семена паразита и хозяина часто сходны по форме и размерам и очень трудно отделимы. Это является серьезной проблемой в семеноводстве ряда культур и особенно бобовых. Вместе с семенами культурных растений семена повилики могут проникать в новые для них территории. Например, североамериканская *повилика полевая* (C. campestris) достигла Южной Америки, Африки, Европы, Китая и Австралии. Повилики распространяются также с помощью животных. Их семена, прошедшие через кишечный тракт овец, сохраняют свою жизнеспособность. У некоторых повилик семена падают на землю вблизи растений-хозяев и прорастают здесь. Есть американские виды из западных штатов США, паразитирующие на древесных растениях, семена которых могут прорастать непосредственно в плоде. Семена некоторых повилик не теряют всхожести в течение нескольких лет, как, например, у повилики полевой, что более надежно обеспечивает им встречу с растениями-хозяевами.

Повилики наносят большой ущерб урожаю, быстро размножаются и трудноискоренимы. За эти качества и своеобразный облик они получили меткие народные названия. Одно растение повилики может опутать десятки соседних растений: повилика льняная, например, до 100 растений. Повилика часто приводит к гибели целые массивы культурных растений. Сено, пораженное повиликой, теряет свою питательность и может вызвать заболевание животных. Отдельные виды повилик являются переносчиками вирусов: повилика полевая переносит мозаику табака, курчавость свеклы.

### СЕМЕЙСТВО СИНЮХОВЫЕ (POLEMONIACEAE)

По своему географическому распространению относительно небольшое (18 родов и около 330 видов) семейство синюховых преимущественно американское; особенно богаты родами и видами западная и южная части Северной Америки. В Евразии оно представлено лишь немногими видами родов *синюха* (Polemonium, табл. 53) и *флокс* (Phlox), а в Африке и Австралии это семейство вообще отсутствует, если не считать несколько заносных видов. В то же время синюховые очень разнообразны по своей экологической приуроченности: они встречаются от арктических тундр и высокогорий до тропических дождевых лесов и пустынь.

Разнообразны синюховые и по своим жизненным формам. Небольшие (высотой до 4 м) деревья и кустарники имеются в небольших

тропических родах *кантуя* (Cantua, рис. 208) и *хутия* (Huthia), выделяемых в особую трибу кантуовых (Cantueae). Другую, также тропическую трибу кобеевых (Cobaeeae) составляет род *кобея* (Cobaea), к которому принадлежат довольно крупные (высотой до 8 м) кустарниковые лианы горных дождевых лесов, лазящие с помощью разветвленных усиков — видоизмененных конечных листочков перистых листьев. Тропической является и триба бонпландиевых (Bonplandieae) с 2 родами и немногими видами — кустарниками или полукустарниками с зигоморфными, обычно почти двугубыми цветками (рис. 208). Наконец, наиболее богатая родами и видами триба собственно синюховых (Polemonieae, табл. 53) представлена многолетними и однолетними травянистыми растениями, реже полукустарниками и распространена главным образом во внетропических областях, хотя некоторые ее роды проникают по высокогорьям Анд через тропики до Огненной Земли.

Среди травянистых синюховых имеется немало оригинальных жизненных форм, выработавшихся в результате приспособления к суровым климатическим условиям полупустынь и высокогорий. Из многочисленных весенних однолетников-эфемеров особенно замечателен род *гимностерис* (Gymnosteris), 2 карликовых вида которого не имеют настоящих листьев: за семядолями следует безлистная стрелка с головкой небольших цветков, окруженной оберткой из сросшихся у основания прицветников (см. рис. 208). Некоторые однолетние виды *наваретии* (Navarretia) имеют сильно колючие дольки листьев, прицветники и зубцы чашечки. В роде флокс имеется группа многолетних высокогорных видов, образующих подушкообразные дерновины с побегами густо покрытыми очень мелкими и узкими листьями. У принадлежащего к этой группе *флокса моховидного* (P. bryoides) покрытые войлочком побеги по внешнему виду и размерам напоминают побеги мха (рис. 208, *5*).

Листья синюховых могут быть перистыми (у синюхи и кобеи), перисто- или пальчатолопастными (у наваретии и других родов), цельными и цельнокрайними (у флокса). Флокс и некоторые виды других родов имеют, хотя бы в нижней части побегов, супротивно расположенные листья, но у большинства видов семейства они расположены очередно. Нередко верхняя часть побегов или все растение бывает железисто-волосистыми. Обоеполые и пятичленные (исключая гинецей) цветки синюховых обычно собраны в конечные многоцветковые соцветия различного строения, от метелкообразных до головчатых (у многих видов наваретии, гимностериса и др.). Одиночные (реже по 2—3) пазушные цветки на длинных цвето-

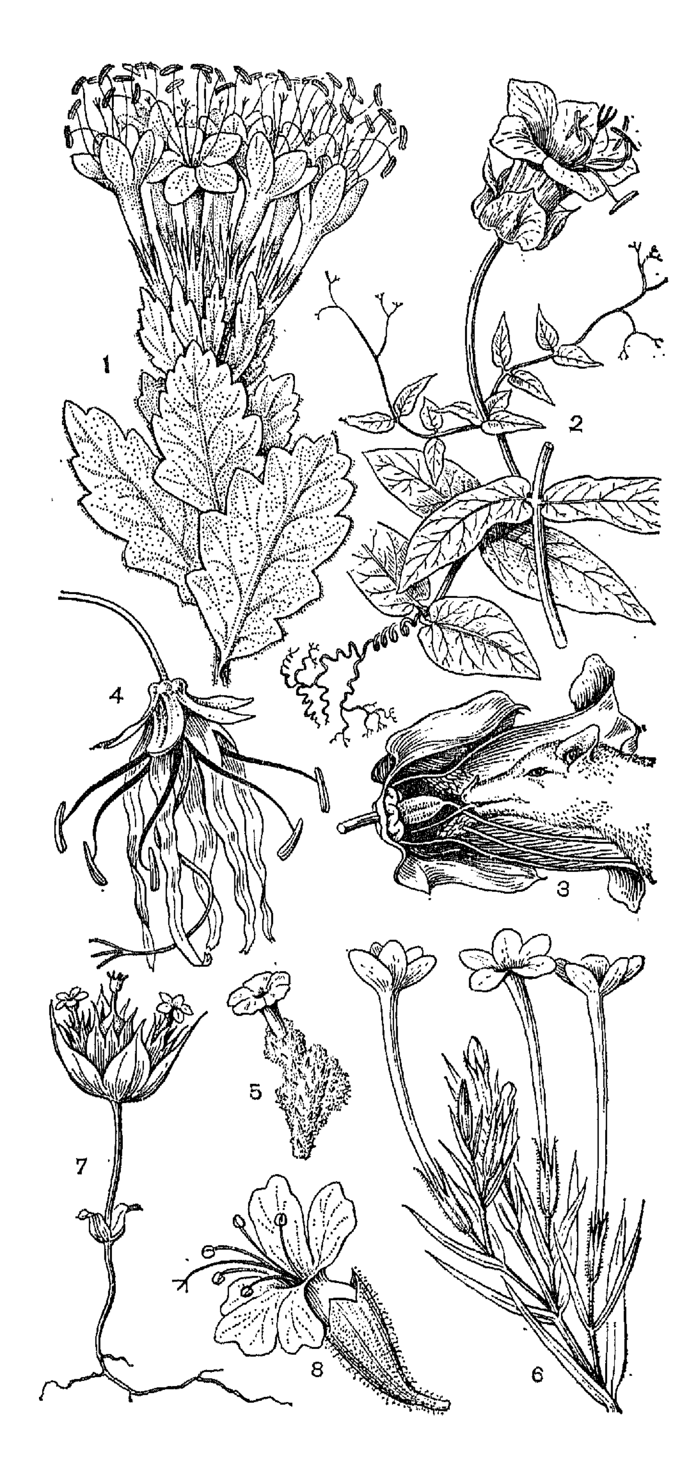



Рис. 208. Синюховые.

Кантуа дуболистная (Cantua quercifolia): *1* — ветвь с цветками. Кобея лазящая (Cobaea scandens): *2* — ветвь с цветками; *3* — разрез цветка во время посещения его летучей мышью. Кобея повислоцветковая (C. penduliflora): *4* — цветок. Флокс моховидный (Phlox bryoides): *5* — ветвь с цветком. Флокс длинноцветковый (P. longiflora): *6* — ветвь с цветками. Гимностерис безлистный (Gymnosteris nudicaulis): *7* — общий вид растения. Бонпландия парноцветковая (Bonplandia geminiflora): *8* — цветок.

ножках имеются у видов кобеи, а одиночные на верхушках побегов — у многих стелющихся и дерновинных видов флокса. Чашелистики обычно до половины, редко лишь при основании сросшиеся друг с другом. Венчики спростнолепестные и обычно правильные (исключая бонпландиевые и немногие виды из других триб). Большое разнообразие в их строении обычно связано с приспособлением к определенным опылителям (К. А. Грант и В. Грант, 1965). В семействе представлены роды и виды с колесовидными, трубчатыми, гвоздевидными, воронковидными или колокольчатыми венчиками. Многие виды (особенно в роде флокс, см. рис. 208) имеют очень узкую и длинную трубку венчика; у *гилии перистой* (Gilia pinnata) она в нижней части коленчато согнута. У некоторых видов кобеи доли венчика из короткого яйцевидного основания переходят в длинные лентовидные окончания.

В настоящее время выяснено, что различающиеся по строению венчиков секции наиболее крупноцветкового рода семейства кобеи различаются и в отношении опылителей. Так, *кобея лазящая* (C. scandens) из секции кобея (Cobaea) с ширококолокольчатыми венчиками опыляется летучими мышами, которые касаются передней нижней частью тела далеко выступающих из венчика пыльников и рылец (см. рис. 208). Как и у многих других перекрестно-опыляющихся видов семейства, у кобеи хорошо выражена протандрия: пыльники созревают раньше трехлопастного рыльца. Обычно лишь после того, как освободившиеся от пыльцы пыльники отгибаются назад, их место занимает еще более длинный, чем тычинки, столбик с раскрывшимся рыльцем, т. е. цветки как бы вступают во вторую, женскую фазу своего развития. У кобеи лазящей во время цветения постепенно меняется и окраска цветков, от зеленовато-желтой сразу после распускания до пурпурной к концу цветения.

Еще более крупные (длиной до 8,5 см) повисающие цветки *кобеи повислоцветковой* (C. penduliflora) из секции розенбергия (Rosenbergia) опыляются крупными ночными бабочками, преимущественно бражниками. Запуская хоботок в трубку венчика, парящая бабочка касается передней частью тела или выступающих из нее тычинок, или позднее созревающего рыльца (тычинки в эту фазу цветения отгибаются в стороны между лентовидными окончаниями лопастей венчика). У всех видов кобеи выделяемый подпестичным диском нектар защищен от непрошеных гостей и от высыхания густыми волосками на основании тычиночных нитей. Эти волоски образуют как бы смыкающиеся друг с другом «муфточки» в зеве венчика (рис. 208, *4*).

Многие виды синюховых с относительно широкой трубкой венчика (например, виды кантуа) опыляются преимущественно колибри. Во многих родах имеются виды, опыляемые разными опылителями. Для *гилии блестящей* (G. splendens) отмечены 4 расы, различающиеся величиной венчика и шириной его трубки. Две из них опыляются разными группами длиннохоботковых мух; третья, наиболее крупноцветковая, опыляется колибри, а четвертая, мелкоцветковая и обитающая в наиболее аридных местообитаниях, самоопыляется. Большинство видов синюхи с короткой трубкой венчика могут опыляться различными насекомыми, но *синюха скученноцветковая* (P. confertum) опыляется колибри и крупными шмелями, уносящими пыльцу на нижней части своего тела из-за нижнего положения тычинок и рыльца. У многих других родов тычинки и столбик с рыльцем смещены кверху, так что опыляющие насекомые уносят пыльцу на верхней части тела, а колибри — на своей головке. Многочисленные виды флокса с длинной и узкой трубкой венчика опыляются длиннохоботковыми бабочками, реже — перепончатокрылыми и мухами.

К видам — факультативным или облигатным самоопылителям принадлежат многие полупустынные эфемеры, в том числе упомянутый выше гимностерис. Клейстогамные цветки с мелкими бесцветными и скрытыми в чашечке венчиками известны у *колломии крупноцветковой* (Collomia grandiflora), обычно имеющей довольно крупные перекрестноопыляющиеся цветки.

Плод синюховых образуется из (2)3(4)-плодолистикового гинецея и обычно представляет коробочку, вскрывающуюся вдоль средней жилки плодолистиков, реже (у кобеи) по их швам. Имеются виды с очень тонкостенной, неправильно разрывающейся коробочкой. Как исключение, у одного из подродов флокса коробочки содержат только одно семя (в двух других гнездах завязи семена редуцируются). Распространение семян обычно осуществляется с помощью ветра, хотя только у кобеи крупные уплощенные семена снабжены широким крылом для увеличения парусности. Известны примеры активного разбрасывания семян при вскрывании коробочки; в других случаях ослизняющаяся при намокании оболочка семян способствует их распространению на шерсти или перьях животных.

Синюховых используют главным образом в качестве декоративных растений. Особенно широко известны и представлены многочисленными сортами флоксы: *многолетний* (Phlox paniculata) и *однолетний* (P. drummondii), имеющие душистые цветки разнообразной окраски. Уже в середине XVIII в. эти виды были введе-

ны в культуру в Европе. Реже культивируют также очень декоративный, стелющийся вид *флокс шилолистный* (P. subulata). Многочисленные, обычно розовые цветки образуют во время полного цветения этого коврикообразующего вида сплошной розовый фон (табл. 53). Нередко в садах и парках культивируют еще *синюху лазоревую* (Polemonium caeruleum) с непарноперистыми листьями и конечным соцветием из довольно крупных голубых цветков.

### СЕМЕЙСТВО ВОДОЛИСТНИКОВЫЕ (HYDROPHYLLACEAE)

Водолистниковые содержат 20 родов и около 300 видов. Они распространены почти на всех континентах (за исключением Европы), но главным образом в Северной Америке и в Мексике; в Андах достигают высоты 4000 м над уровнем моря. В большинстве своем — это однолетние или многолетние травянистые растения, полукустарники или почти кустарники. Опушение состоит из коротких простых и железистых белых волосков, или, подобно бурачниковым, оно длинно-щетинисто-волосистое. Листья очередные или супротивные, большей частью лопастные или перисторассеченные, цельные, цельнокрайние или крупнозубчатые, без прилистников; иногда у основания стебля листья собраны розеткой. Цветки актиноморфные, обоеполые, большей частью 5-членные, изредка многочленные, одиночные или в верхушечных верхоцветных соцветиях, густых однобоких, вверху завитых полузонтиках. Чашечка глубоко-5-надрезанная или 5-раздельная, при плодах остающаяся и более или менее разрастающаяся. Венчик белый, голубой или пурпурный, спайнолепестный, колокольчатый, колесовидный или воронковидный, большей частью 5-надрезанный или вверху 5-лопастный, в бутоне скрученный. Тычинок обычно 5, прикрепленных к основанию трубочки венчика и чередующихся с его лопастями. Гинецей из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, яйцевидноконическая, несколько щетинисто-волосистая, большей частью одногнездная, с двумя или менее выпяченными постенными плацентами, которые иногда соприкасаются в центре завязи и срастаются, делят полость завязи на два ложных гнезда (камеры). Семязачатки на каждой плаценте от многочисленных до 2. Столбики более или менее сросшиеся; рыльца маленькие, головчатые. Нектарный диск имеется у немногих представителей семейства. Плод — двустворчатая, обычно локулицидная коробочка шаровидной, продолговатой или яйцевидной формы, с остающимся средним семяносцем. Семена с маленьким прямым зародышем и с обильным или скудным эндоспермом.

Опыление у водолистниковых производится насекомыми, большей частью пчелами и другими перепончатокрылыми, добывающими нектар и пыльцу в ярких и многочисленных цветках этих растений. Цветки обычно протандричны.

Семейство не однородно и обычно подразделяется на 3 трибы.

Триба водолистниковые (Hydrophylleae) характеризуется одногнездной завязью и, соответственно, одногнездным плодом. Ветви столбика у представителей трибы частично сросшиеся и столбик представляется 2-раздельным или его ветви вполне сросшиеся и тогда он цельный, с 2 рыльцами. Плаценты не разросшиеся. К трибе относятся североамериканские роды *водолистник* (Hydrophyllum) с 10 большей частью лесными видами и *немофила* (Nemophila) с 13 видами также обитателей лесов. *Немофила мензиса* (N. menziesii), произрастающая на Тихоокеанском побережье Северной Америки, как и некоторые другие виды рода, нередко культивируется в качестве декоративного растения.

Триба фацелиевых (Phacelieae) отличается наличием 2 свободных или более или менее сросшихся столбиков. Плаценты не разросшиеся или выпяченные с двух сторон к середине завязи и сросшиеся. Плоды, соответственно, 1—2-камерные. Самый большой в составе трибы род *фацелия* (Phacelia) объединяет около 200 видов, распространенных в большинстве своем в западной части Северной Америки и произрастающих в лесах, среди кустарников и на сухих открытых местах. 4 вида растут в Мексике и того менее — в Перу и Чили. Нектар выделяется под завязью, защищенной прилистникоподобными заслонками, развивающимися у оснований тычинок. Многие из них являются хорошими медоносами, другие используются в качестве декоративных растений.

*Фацелию рябинколистную* (P. tanacetifolia), естественно произрастающую в юго-западных штатах США, давно возделывают как медоносное растение во многих странах умеренного пояса Европы. Это однолетнее травянистое растение все серовато-белое и шероховато-пушистое от белых густых коротких и редких длинных одноклеточных волосков. Листья очередные, неравно-перисторассеченные с острозубчатыми лопастями, у основания неравнобокие. По количеству выделяемого нектара это растение стоит на первом месте среди травянистых медоносов, подобно тому как липа (Tilia) занимает первое место по своей медоносности среди деревьев и кустарников. Специалисты считают, что средняя медопродуктивность фацелии — 250 кг

меда с 1 га, но на некоторых опытных участках его получают до 1,5—2 т с 1 га. Некоторые другие калифорнийские виды фацелии разводят в садах и парках как декоративные растения.

Род *эриодиксион* (Eriodictyon) в составе этой же трибы содержит 1 полукустарниковый вид, распространенный в западной части США и на юг до Мексики, используется в народной медицине в качестве лекарственного.

Род *романзоффия* (Romanzoffia) содержит 4 вида, распространенных от Аляски до Северной Калифорнии и на Алеутских островах (1 вид). Некоторые из самых нижних листьев этих низких многолетних трав часто бывают превращены в хорошо развитые клубневидные образования, снабженные корнями и служащие для вегетативного размножения. К роду *кодон* (Codon) относятся два вида, растущих в Южной Африке. Род *вигандия* (Wigandia) насчитывает 5 видов, растущих в основном в горных районах тропической Америки, и доходит на севере до Северной Мексики. Среди них *вигандия караказанская* (W. caracasana) из тропической Мексики, как и некоторые другие виды рода, является декоративным растением. А *вигандия жгучая* (W. urens) замечательна тем, что обильно покрыта обжигающими щетинками или волосками, на верхушке сильно заостренными, легко воспламеняющимися и служащими, видимо, средством защиты от больших травоядных животных.

Для трибы гидролеевых (Hydrolea) характерно наличие двух свободных столбиков. Плаценты у них большие, зубчатые, к концу цветения соединены в центре завязи и делят ее на два ложных гнезда. Род *гидролей* (Hydrolea) объединяет 20 видов, свойственных тропикам и субтропикам обоих полушарий. Один из видов этого рода достигает Северо-Восточной Австралии — единственный представитель этого семейства на этом материке. Все они или водные растения, или обитатели влажных заболоченных мест. Характерно самоопыление.

## СЕМЕЙСТВО БУРАЧНИКОВЫЕ (BORAGINACEAE)

Бурачниковые объединяют около 115 родов и до 2500 видов. Они распространены на всех континентах земного шара, но наиболее широко — в тропических, субтропических и отчасти северных умеренных областях Земли. Особенно многочисленны бурачниковые в Средиземноморье, в Западной и Средней Азии и в Тихоокеанской Северной Америке, в частности в Калифорнии. Они отличаются большим многообразием. Среди них имеются древесные и кустарниковые формы, а также многолетние и однолетние травы. Листья обычно очередные, очередно-супротивные, цельные и обычно цельнокрайние, без прилистников.

За немногим исключением бурачниковые характеризуются особым типом жесткого щетинистого опушения. Щетинистые волоски, колючки или даже шипики обычно расположены на белых голых или звездчато опушенных бугорках, представляющих собой многоклеточные выросты эпидермы. У многих представителей семейства, кроме щетинистого, имеются еще и более мягкие волоски, как и щетинистые,— это также разнообразные одноклеточные выросты эпидермы.

Общим для бурачниковых является и особый тип соцветия. Оно всегда верхоцветное, в виде полузонтиков, составляющих односторонние завитки, до цветения обычно улиткообразно свернутые. При плодах ось соцветия развертывается и значительно удлиняется. Завитки размещены по одному или парами на верхушке стебля или образуют сложнометельчатое, щитковидное, колосовидное или даже головчатое сложное соцветие; редко цветки одиночные в пазухах верхних листьев, например у *пупочника ползучего* (Omphalodes scorpioides).

Цветки большей частью обоеполые, актиноморфные, иногда слегка зигоморфные, например у *алканы* (Alkanna), или выраженно зигоморфные — у *синяка* (Echium), обычно 5-членные, очень редко 4-членные или многочленные. Чашечка сростнолистная, пятилопастная или пятизубчатая; при плодах чашечка большей частью разрастается иногда очень неправильно, например у *асперуги простертой* (Asperugo procumbens), и остается при плодах, иногда опадает вместе с ними. Венчик сростнолепестный, пятизубчатый или пятилопастный. Лепестки в бутонах черепитчато сложены или скручены. Окраска венчика различная, причем иногда на одном и том же растении венчики окрашены различно, а у некоторых видов цвет меняется на протяжении срока цветения (например, желтый или белый становится красноватым, розовый — голубым или фиолетовым). Приспособительное значение этого явления не вполне ясно, и, как указывают К. Фэгри и Л. ван дер Пейл (1979), несмотря на многочисленные попытки, никому еще не удалось дать вполне удовлетворительное объяснение с точки зрения биологии опыления. Некоторые авторы предполагают, что эта перемена окраски усиливает ее контрастность. Замечено также, что окраска цветка особенно заметно меняется после посещения опылителями. В трубке венчика, у основания тычинок иногда видны бахромчатые чешуйки или пучки волосков, иногда вся трубка внутри покрыта волосками. Тычинок пять, они чередуются с лопастями или зубцами венчика и прикреплены

к его трубке. Пыльники у основания иногда стреловидные, реже по всей длине или только у основания сросшиеся, образуют сплошную трубку, которая охватывает столбик. Гинецей обычно из двух (редко из большего числа) плодолистиков. Завязь верхняя, обычно двугнездная, но у большинства бурачниковых каждое гнездо разделяется ложной перегородкой на две части, вследствие чего завязь бывает разделена на 4 ложных гнезда (камеры), каждое с одним семязачатком. У основания завязи имеется кольцевой диск, выделяющий нектар и обычно защищенный от нежелательных насекомых и дождя чешуйками или другими придатками, имеющимися в зеве венчика; реже нектарный диск отсутствует. Столбик короткий, у представителей подсемейств кордиевых, эретиевых и гелиотропиевых верхушечный, но у большого и самого подвинутого подсемейства бурачниковых, так же как у маленького подсемейства вельштедтиевых, столбик более или менее длинный и гинобазический, т. е. выходит из углубления между лопастями завязи. Столбик цельный, с маленьким головчатым или двулопастным рыльцем, или же на верхушке коротко раздвоенный (как у большинства видов синяка), или с четырьмя веточками (как у рода кордия — Cordia).

Почти все бурачниковые энтомофилы, опыляемые большей частью пчелами и другими перепончатокрылыми, а у кордии замечена орнитофилия. Приспособления для перекрестного опыления весьма разнообразны. Одни представители протандричны, т. е. тычинки в цветках созревают раньше, чем рыльца, другие гетеростиличны (наличие цветков с короткими или с длинными столбиками). У *окопника* (Symphytum) и *анхузы* (Anchusa) перекрестному опылению способствует сильно выдающееся рыльце. В отсутствие насекомых может быть и самоопыление, но в таких случаях семена могут и не развиваться. Редко цветки клейстогамны.

У относительно наиболее примитивных групп бурачниковых плод-костянка с сочным или губчатым эпикарпием и с 1—4-семянной косточкой (подсемейства кордиевых и эретиевых и часть подсемейства гелиотропиевых), но у большинства представителей семейства плод сухой и дробный, распадающийся при созревании на 4 нераскрывающиеся орешковидные доли (членики). Иногда развиваются только две лопасти завязи и, соответственно, образуются две одногнездные орешковидные доли (*рохелия* — Rochelia) или же плод распадается на две двугнездные половинки, каждая из которых содержит двугнездную орешковидную долю (*восковник* — Cerinthe). Орешковидные доли плода бывают самой различной формы — продолговатые, почти шаровидные, иногда дорсивентрально сплюснутые, голые или опушенные, гладкие или бугорчатые, продольно- или сетчато-морщинистые или покрытые крючковатыми шипиками и другими образованиями, способствующими их распространению. Редко плод — коробочка (род *вельштедия* — Wellstedia). По способу диссеминации бурачниковые большей частью эпизоохоры, иногда это баллисты, анемохоры, мирмèкохоры, гидрохоры. Все это зависит от размеров плодов и структурных образований — экзокарпических выростов на орешковидных долях. Орешковидные доли прикреплены к плоскому или поднятому в виде пирамиды 4-гранному плодоложу, которое поднимается над орешковидными долями или не превышает их.

Исходя из различий в строении гинецея, андроцея и других структур, бурачниковые подразделяются на пять подсемейств.

Подсемейство кордиевых (Cordioideae) характеризуется цельной, нелопастной завязью и верхушечным, дважды двураздельным столбиком. Плод-костянка с 1—4-семянной косточкой. Семядоли складчатые. Эндосперм отсутствует. Деревья (иногда довольно высокие) и кустарники субтропических и тропических областей Земли. Главный род *кордия* (Cordia) содержит свыше 250 видов, распространенных преимущественно в Америке. Некоторые виды кордии доставляют ценную древесину. Плоды многих видов этого рода вполне съедобны, и некоторые из них, например мексиканская *кордия двенадцатитычиночная* (C. dodecandra), культивируются как плодовые деревья.

Представители подсемейства эретиевых (Ehretioideae) также имеют цельную, нелопастную, четырехбороздчатую завязь. Столбик верхушечный, двураздельный или цельный, реже столбиков два. Плод-костянка с двумя двусемянными или четырьмя односемянными косточками. Семядоли ровные. Эндосперм имеется или отсутствует. Почти все эретиевые — деревья и кустарники. Единственным травянистым представителем этого пантропического подсемейства является род *колдения* (Coldenia), характеризующийся наличием двух столбиков, сидящих на верхушке завязи; 20 видов этого рода произрастают в тропической Америке, а один — *колдения простертая* (C. procumbens) — в тропиках Старого Света. Род *эретия* (Ehretia, рис. 210), насчитывающий около 50 видов, распространенный в тропиках и субтропиках преимущественно Старого Света, характеризуется наличием одного столбика с двумя бороздками.

У представителей подсемейства гелиотропиевых (Heliotropioideae) завязь цельная или более или менее лопастная. Столбик верхушечный, с волосистым кольцом под коническим или шиловидным рыльцем. Плод-костянка

Рис. 209. Кордия африканская (Cordia africana):
1 — ветвь с соцветием; 2 — раскрытый венчик с тычинками; 3 — гинецей; 4 — чашечка; 5 — поперечный разрез завязи; 6 — плод.

с 2 двусемянными или 4 односемянными косточками, или плод сухой и дробный (род гелиотроп — Heliotropium). Семена со слабо развитым эндоспермом. Деревья и кустарники (в тропиках и субтропиках) или чаще травы. Большой пантропический и субтропический род *турнефортия* (Tournefortia), насчитывающий около 150 видов, представлен деревьями и кустарниками. Очень близок к турнефортии род *аргузия* (Argusia), содержащий 4 вида, из которых один — *аргузия сибирская* (A. sibirica) — многолетняя трава, распространенная от Японии через всю Сибирь и европейскую часть СССР до Румынии, растет по солонцеватым берегам морей, озер и других водоемов; второй — *аргузия согдианская* (A. sogdiana) — также многолетник, растет в песчаных пустынях Средней Азии; третий — *аргузия серебристая* (A. argentea) — деревце, растущее по морским побережьям от Австралии до Мадагаскара, а *аргузия сшеенцева* (A. gnaphalodes) — кустарник, произрастающий на побережье Западной Индии.

Наиболее широко распространен и богат видами род гелиотроп (около 250 видов). В тропиках и субтропиках — это преимущественно кустарники, в условиях умеренного климата — травы. Из них наиболее распространенным в Средиземноморье до Ирана и на севере до Рейнской области является *гелиотроп европейский* (H. europaeum). В Северной и Южной Америке повсеместно растет *гелиотроп курасавский* (H. curassavicum). *Гелиотроп перуанский* (H. peruvianum), родом из Перу и Эквадора, издавна культивируется во многих странах мира в качестве излюбленного декоративного растения, цветки которого обладают запахом ванили.

У представителей подсемейства бурачниковых (Boraginoideae) завязь 2—4-гнездная, большей частью 4-лопастная. Столбик базальный, гинобазический, расположенный у основания завязи между ее лопастями, цельный или на верхушке двураздельный. Плод сухой, дробный, распадающийся на 4 односемянные орешковидные доли. Семена без эндосперма. Преимущественно травы, реже полукустарники и кустарники (в тропиках). К подсемейству относятся главным образом виды Средиземноморья и умеренного климата. В подсемействе различают 12 триб, но мы коснемся только некоторых из них.

Представителям трибы воробейниковых (Lithospermeae) свойственны актиноморфные цветки. Столбик с цельным или 2-лопастным рыльцем или на верхушке расщепленным на 2 короткие или 4 более длинные ветви. Цветоложе плоское или низко пирамидальное. Одним из относительно крупных родов этой трибы является *воробейник* (Lithospermum, около 60 видов), распространенный почти по всему земному шару (кроме Австралии), но с наибольшим количеством и разнообразием в Северной и отчасти Южной Америке, а также в Средиземноморье. Многие виды рода — кустарники и полукустарники, другие — травы. Перекрестное опыление воробейника обеспечено значительным сужением зева, благодаря чему насекомое может касаться рылец и пыльников различными сторонами хоботка. Наиболее распространенным среди представителей этого рода является *воробейник лекарственный* (L. officinale) с гладкими блестящими плодами. Его ареал простирается от Европы до Западного Китая. Корни содержат красящее вещество литоспермин, семена — жирное масло, ценное для лакокрасочной промышленности. Значительно богаче видами род *оносма* (Onosma, табл. 54), содержащий не менее 150 видов, распространенных преимущественно в сухих областях Средиземноморья и Западной и Средней Азии до Западного Китая. Для его представителей характерен трубчатый, в зеве открытый венчик. Пыльники у основания глубоко расщепленные, на верхушке с пленчатыми придатками. Корни почти всех видов содержат алканин. Но больше всего алканина в корнях представителей Средиземноморского рода *алкана* (Alkanna), содержащего до 30 видов. *Алкана красильная* (A. tinctoria), естественно произрастающая во всех странах Средиземноморья,

культивируется в ряде европейских стран в качестве ценного красильного растения, но плохо переносит морозные зимы. К этой же трибе относятся и многие другие роды, в том числе *арнебия* (Arnebia, 25 видов, распространенных в Средиземноморье до Гималаев и в тропической Африке), маленький род *мольткия* (Moltkia, 7 видов, распространенных от Италии до Ирана), большой бореальный род *мертензия* (Mertensia), объединяющий свыше 50 видов мезофильного типа, произрастающих на лугах и в лесах Евразии и Северной Америки. Некоторые виды мертензии — самые северные представители бурачниковых.

Триба восковниковых (Cerintheae) характеризуется трубчатым без сводиков и складок в зеве венчиком, наличием двух 2-гнездных долей плода, прикрепленных к плоскому цветоложу и пыльниками на верхушке, оттянутыми в ланцетно-шиловидный придаток. К трибе относится лишь один род *восковник* (Cerinthe) с 10 видами, распространенными в умеренной зоне Европы, странах Средиземноморья и Западной Азии. Отличаются от других бурачниковых почти полным отсутствием опушения из длинных щетинок и более широкими, при основании стеблеобъемлющими листьями.

Триба синяковых (Echieae) характеризуется слегка неправильной, почти до основания рассеченной чашечкой и трубчатым венчиком разнообразной окраски, с выраженно зигоморфным отгибом. Столбик у представителей трибы длинный, питевидный, на верхушке обычно вильчато 2-раздельный. Относящийся к этой трибе род *синяк* (Echium) содержит свыше 50 видов, распространенных в западной части Средиземноморья. Среди них имеются травянистые многолетники и кустарники. На Кавказе, у Каспийского моря и на юге Украины проходит восточная граница распространения рода. Виды синяка — протандрические растения.

Триба бурачниковых (Boragineae) объединяет роды, у представителей которых венчик всегда актиноморфный, со сводиками в зеве, столбик цельный, голый, рыльце головчатое, цельное. Цветоложе плоское, орешковидные доли плода с ясным кольцом прикрепления и выставляющейся из него белой карункулой. Одним из наиболее известных представителей этой трибы является род *окопник* (Symphytum) — свыше 25 видов, распространенных в Средиземноморье, Западной Азии и в условиях умеренного климата Европы. Они имеют трубчатый с колокольчатым или вздутым отгибом венчик синей или желтой окраски и ворсинчатые, сходящиеся конусом сводики в зеве. Благодаря довольно длинной трубке венчика цветки окопника могут опыляться только насекомыми с достаточно длинным хоботком. Столбик длинный, нитевидный, выставляющийся, что способствует перекрестному опылению. В цветках окопника имеются особые чешуйки, усаженные шипиками, которые чередуются с тычинками и расположены так, что насекомые вынуждены выползать на пыльниковый конус с вершины, вследствие чего обсыпается пыльцой голова, а не брюшко. Бурачниковые в основном лесные многолетние, реже однолетние травы, но наиболее распространенный европейский вид *окопник лекарственный* (S. officinale) растет по сырым лугам, заболоченным местам, у рек и ручьев. Кавказские виды *окопник жесткий* (S. asperum) и *окопник бродячий* (S. peregrinum) являются хорошими, богатыми белком кормовыми растениями и в ряде районов Европы и Восточной Азии введены в культуру.

Рис. 210. Эретия тинолистная (Ehretia tinifolia): 1 — ветвь с соцветием; 2 — цветок; 3 — ветвь с плодами.

Род *бурачник*, или *огуречная трава* (Borago), содержит 3 преимущественно средиземноморских вида, которые характеризуются светло-голубым колесовидным или колокольчатым венчиком с очень короткой трубкой и большим отгибом. Внутри венчика при основании имеется волосистое защитное кольцо, в зеве — выемчатые сводики или складочки, чередующиеся с тычинками. Характерна протандрия. По описанию А. Кернера фон Марилауна опыление у *бурачника лекарственного* (B. officinalis) происходит следующим образом. Пчелы и шмели подлетают к поникшим его цветкам снизу, прикрепляются к ним передними

лапками, так что голова и хоботок попадают к основанию, а изогнутое брюшко — к вершине конуса, образованного пыльниками. При этом они захватывают коготками особый зубовидный отросток тычиночной нити и отрывают тычинку от ее соседок; в то же время из конуса вываливается мучнистая пыльца, попадая на брюшко сосущего насекомого. Бурачник лекарственный издавна разводится в садах и огородах как овощная культура, имеющая приятный огуречный запах. Легко дичает и ныне в качестве одичавшего и сорного растения встречается во многих районах Европы и Азии. Является хорошим медоносом.

Из других родов этой трибы следует назвать преимущественно европейский род *медуницу* (Pulmonaria, около 70 видов). Это раноцветущие лесные травы Центральной и частично Восточной Европы, но *медуница мягчайшая* (P. mollissima, табл. 54) с мохнато-пушистым и даже бархатистым опушением распространена до Малой Азии и Восточной Сибири. Медуница характеризуется диморфными гетеростильными цветками. Нектар у нее защищен от всех нежелательных посетителей, за исключением шмелей, длинной трубкой венчика.

Триба незабудковых (Myosotideae) характеризуется короткой трубочкой и колесовидным отгибом. Лепестки в бутоне скрученно черепитчатые. Сводики в зеве венчика большей частью хорошо развиты. Относящийся к трибе род *незабудка* (Myosotis, табл. 54) из 80 видов распространен в Евразии, а также в горах тропической Южной Африки, на Новой Гвинее, в Австралии и Новой Зеландии (где 34 вида, причем все или почти все эндемичны). Это мезофильные травы с тонкими стеблями, нежными листьями без жесткого опушения, а нередко голые или почти голые. Они обитатели лесов, лугов, болот, степей и высокогорий. Так же как у воробейника, перекрестное опыление обеспечено значительным сужением зева. Некоторые виды незабудки обладают хорошими декоративными качествами, создавая отличный голубой фон, и могут широко использоваться в декоративном цветоводстве. Европейская *незабудка альпийская* (M. alpestris) давно является излюбленным газонным растением.

Близкая к незабудковым триба эритрихиевых (Eritrichieae) содержит до 30 родов. Представители трибы характеризуются незабудковидным (брахиморфным) типом венчика, с короткой трубочкой и колесовидным или колокольчатым (у однолетних видов) отгибом и наличием окрашенных сводиков в зеве венчика. Орешки растут вверх верхушками, перерастая таким образом столбик, который обычно спрятан между ними, реже их превышает. Снаружи орешки могут быть крылатыми, но чаще с якорными шипиками, благодаря которым легко распространяются животными. Наиболее типичным представителем трибы является род *незабудочник* (Eritrichium, около 30 видов, распространенных в холодных областях Азии, частично в Европе и в западной части Северной Америки). Типом рода является альпо-карпатский горный вид *незабудочник карликовый* (E. nanum), близкий к арктоальпийскому виду *незабудочнику мохнатому* (E. villosum), растущему по каменистым местам и скалам в Арктике и в высокогорном поясе Сибири, Дальнего Востока, Средней Азии.

Триба чернокорениевые (Cynoglosseae) отличается наличием при плодах высокого пирамидального приподнятого цветоложа, к которому прикреплены орешковидные доли плода. Самый большой в трибе род *чернокорень* (Cynoglossum) содержит до 70 видов, распространенных в умеренной и субтропической зонах, а также в горах северного полушария. Наиболее распространенным из них является *чернокорень лекарственный* (C. officinale), корни которого содержат алканин, используемый для окраски тканей в красный цвет. Молодые листья употребляют в виде салата, а также их используют в народной медицине.

Подсемейство вельштедиевые (Wellstedioideae) характеризуется четырехчленным строением цветка и сжатой с боков двулопастной завязью. Плод — коробочка, с 1—2 семенами в каждом гнезде. Род *вельштедия* (Wellstedia) включает два вида, распространенных в Юго-Западной Африке (Сомали) и на острове Сокотра. Это низкие древеснеющие травы или кустарнички с густо прижато опушенными листьями.

Что касается полезных свойств многих представителей бурачниковых, то они были известны давно. Еще в первом столетии нашей эры Плиний Старший в своей «Естественной истории» упоминает о применении листьев *асперуги* (Asperugo) при лечении подагры. В инструкции — «капитулярии» («Capitulare de villis»), изданной в 812 г. при Карле Великом, перечислено много растений, которые надлежит разводить в садах, и среди них *огуречная трава* (Borago officinalis), о которой сказано: «Пусть весело употребляется при пище и питье», поскольку листья растения имеют приятный огуречный запах. И в более поздние времена в списках полезных растений упоминаются многие виды бурачниковых.

**СЕМЕЙСТВО ЛЕННООВЫЕ (LENNOACEAE)**

Это небольшое семейство распространено в юго-западных областях Северной Америки и в Колумбии. Оно включает 3 рода и 4—5 видов. Ленноовые — многолетние, мясистые, травяни-

стые растения, лишенные хлорофилла и настоящих листьев. Они обитают в пустынных областях и паразитируют на кустарниковых сложноцветных, видах ломоноса, кротона, молочая, эриогонума, трибулуса и других растений.

Развитие ленноовых протекает в основном под землей, на поверхности почвы соцветия этих растений появляются лишь в период цветения и плодоношения. Интересна система подземных органов этих растений. У *фолисмы прижатой* (Pholisma depressum) и, вероятно, у всех других представителей семейства под землей развиваются корневые структуры двух типов. Это прежде всего довольно грубые, мясистые и легко ломающиеся корни, основная функция которых — поиск новых корней растений-хозяев. Эти корни называют направляющими. Они легко ветвятся и достигают иногда значительной длины (0,5 м), что связано с низкой густотой распространения в почве корней растений-хозяев. Поскольку ленноовые — растения пустынных и песчаных местообитаний, система направляющих корней располагается довольно глубоко, на глубине примерно 50—60 см. Направляющие корни не образуют гаусториев, они функционируют как мост от одного корня растения-хозяина к другому. Когда направляющий корень приближается к корню растения-хозяина, на нем со стороны контакта возникают корнеподобные образования иного порядка. Это гаусториеобразующие органы, возникающие эндогенно в тканях направляющих корней. Направление их роста регулируется, вероятно, химическими выделениями из ближайшего корня растения-хозяина. При контакте с ним верхушка гаусториеобразующего органа внедряется в ткани корня и устанавливает контакт с проводящей системой растения-хозяина. Даже маленький корень растения-хозяина может быть атакован целой серией гаусториеобразующих органов растения-паразита.

У видов фолисмы плодущие побеги закладываются эндогенно в тканях направляющих корней, напротив, у видов *аммоброма* (Ammobroma) побеги образуются в зараженных участках корней растения-хозяина. Они возникают в тканях эндофита, т. е. в тех частях «тела» паразитного растения, которые развиваются внутри тканей корня растения-хозяина. Иногда новые побеги возникают на более старых стеблях. Плодущие побеги этих растений обычно очень мясистые и ломкие и покрыты большими толстыми коричневатыми чешуями.

Цветки ленноовых собраны в более или менее компактные соцветия типа головки. Соцветия располагаются почти на поверхности почвы. Цветки (рис. 211) актиноморфные или слегка

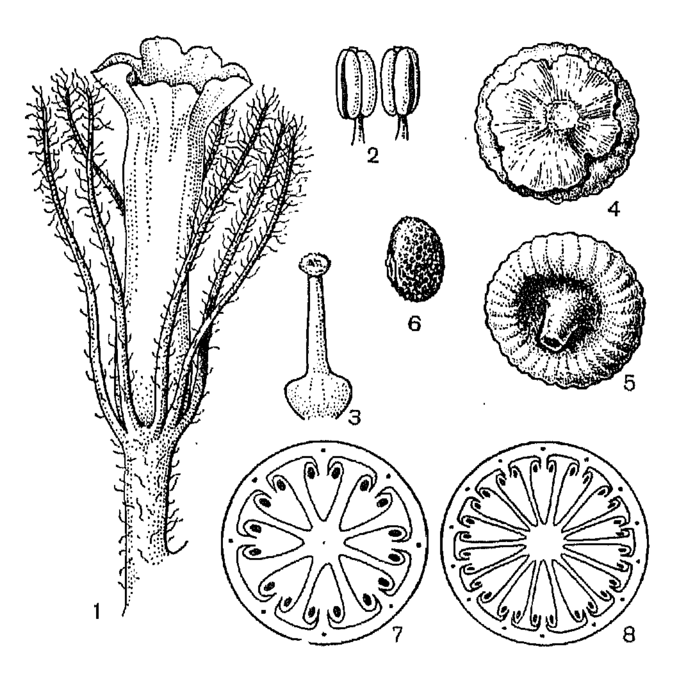



Рис. 211. Ленноовые.

Аммоброма сонорская (Ammobroma sonorae): *1* — цветок; *2* — тычинки; *3* — гинецей.Ленноя мадрепороидная (Lennoa madreporoides): *4* — плод (вид сверху); *5* — плод (вид снизу). Фолисма песчаная (Pholisma arenarium): *6* — семя; *7* — поперечный срез завязи. Ленноя мадрепороидная (Lennoa madreporoides): *8* — поперечный срез завязи.

зигоморфные, обоеполые. Чашечка состоит из 4—8 (10) удлиненных долей, которые могут срастаться в разной степени между собой и с цветоложем. Венчик из 5—8 сросшихся лепестков. Тычинок 5—10, прикрепленных к долям венчика. Гинецей из 6—15 плодолистиков, с простым столбиком, увенчанным головчатым рыльцем; завязь верхняя, с числом гнезд вдвое превышающим число плодолистиков, с 1 семязачатком в каждом гнезде. Плод — мясистая коробочка. Семена с шаровидным недифференцированным зародышем и с эндоспермом.

Цветки ленноовых обычно красного или фиолетового цвета, иногда палевых тонов. Хотя опыление этих растений изучено слабо, известно, что почти не пахнущие цветки аммоброма изредка посещают мухи, жуки и мелкие бабочки.

Экономическое значение ленноовых невелико. Индейцы в местах распространения этих растений употребляют в пищу их подземные органы, в частности направляющие корни, запекая их подобно батату. *Аммоброма соннорская* (Ammobroma sonorae) некогда была важным пищевым растением для местных индейцев.

## ПОРЯДОК ГУБОЦВЕТНЫЕ (LAMIALES)

### СЕМЕЙСТВО ВЕРБЕНОВЫЕ (VERBENACEAE)

Во внетропических странах семейство вербеновых не пользуется большой известностью. Лишь *вербена гибридная* (Verbena hybrida), широко культивируемая в качестве декоративного растения, знакома очень многим. Не считая нескольких одичавших и занесенных из других стран видов этого семейства, только 2 вида вербены, *витекс священный* (Vitex agnus-castus, рис. 213) *и фрима тонкокистевая* (Phryma leptostachya), произрастают дико на территории нашей страны. Однако вербеновые — довольно большое семейство, по числу видов лишь немного уступающее широко представленному в нашей стране близкому семейству губоцветных и играющее существенную роль в растительности тропических стран.

В противоположность губоцветным среди вербеновых кустарники и деревья значительно преобладают над травами. Некоторые деревья, например *тектона большая* (Tectona grandis, рис. 212), достигают в высоту более 50 м. Кустарники и невысокие деревья из широко распространенного в тропиках рода *авиценния* (Avicennia, см. рис. 213) являются важной составной частью мангровых зарослей на затопляемых приливами побережьях морей и океанов. Подобно некоторым другим видам этих замечательных во многих отношениях группировок растительности, они имеют особые, дыхательные корни — пневматофоры, растущие вертикально вверх, выступающие из ила во время отлива и снабжающие подземные части растения кислородом.

Среди других кустарниковых вербеновых имеются как «эрикоидные» (верескоподобные) формы с очень мелкими кожистыми листьями, так и оригинальные безлистные или почти безлистные прутьевидные формы, иногда имеющие ширококрылатые стебли. Особенно интересен внетропический южноамериканский кустарничек *неоспартон хвойниковидный* (Neospartoп ephedroides), имеющий почти безлистные членистые стебли с супротивно или мутовчато расположенными ветвями и внешне чрезвычайно сходный с голосеменным растением эфедрой.

Многие вербеновые — кустарниковые лианы, обычно лазящие, иногда с помощью придаточных корней-подпорок, реже вьющиеся (например, *клеродендрум Томсона* — Clerodendrum thomsoniae). У *лантаны лиловой* (Lantana lilacina) 2 или все 4 ребра четырехгранного стебля сильно разрастаются, вследствие чего стебли становятся лентовидными или четырехкрылыми. Позднее средняя часть стебля разрушается и 2 или 4 части первоначально единого стебля отделяются друг от друга, как бы становясь самостоятельными стеблями.

Все травянистые вербеновые принадлежат к многолетникам. Настоящих однолетников нет совсем, хотя некоторые культивируемые или заносные виды тропического происхождения в условиях умеренно теплого климата ведут себя как однолетники. Преобладают травы с прямостоячими четырехгранными стеблями, но встречаются и другие жизненные формы. Так, у широко распространенного в тропиках и заходящего в качестве заносного растения на юг СССР сорняка *липпии ползучей* (Lippia repens) почти нитевидные стебли стелются по земле и укореняются в узлах.

Листья вербеновых обычно супротивные, реже очередные или мутовчатые (например, у культивируемой *алоизии трехлистной* — Aloysia triphylla), цельные или различным образом рассеченные, всегда без прилистников. Для одного из наиболее крупных родов семейства — *витекс* (Vitex) — характерны пальчатосложные листья с (1)3—7 листочками. Иногда листья сильно видоизменены вплоть до полной их редукции у некоторых прутьевидных кустарников и кустарничков. У *вербены спаржелистной* (Verbena asparagifolia) листья целиком видоизменены в трехраздельную колючку, а у подушкообразующих вербен из секции пунгентес (Pungentes) тесно скученные на укороченных стеблях кожистые листья оттянуты на верхушке в довольно длинную колючку. У *клеродендрума колючего* (Clerodendrum aculeatum) колючками становятся черешки листьев после опадания пластинок.

На листьях, как и на других частях растения, обычно имеется опушение из простых, железистых, чешуевидных или звездчатых волосков, но встречаются и совершенно лишенные его виды. У многих клеродендрумов на нижней стороне листьев вдоль средней жилки имеются внецветковые нектарники. Листья американского рода *петрея* (Petrea) интересны присутствием на них светочувствительных органов, называемых оцеллами. Это особые волоски, выпуклое основание которых находится в глубоких ямках, и только их конусовидная верхушка возвышается над эпидермисом. У видов авиценнии, обитающих в мангровых зарослях, на нижней стороне листьев имеются особые устьица, служащие для выведения избытка солей. В сухую погоду выделенная ими соль покрывает сплошным слоем нижнюю поверхность листьев, придавая им сероватый оттенок. Большинство видов вербеновых имеет диацитные устьица, редко они парацитные или аномоцитные.

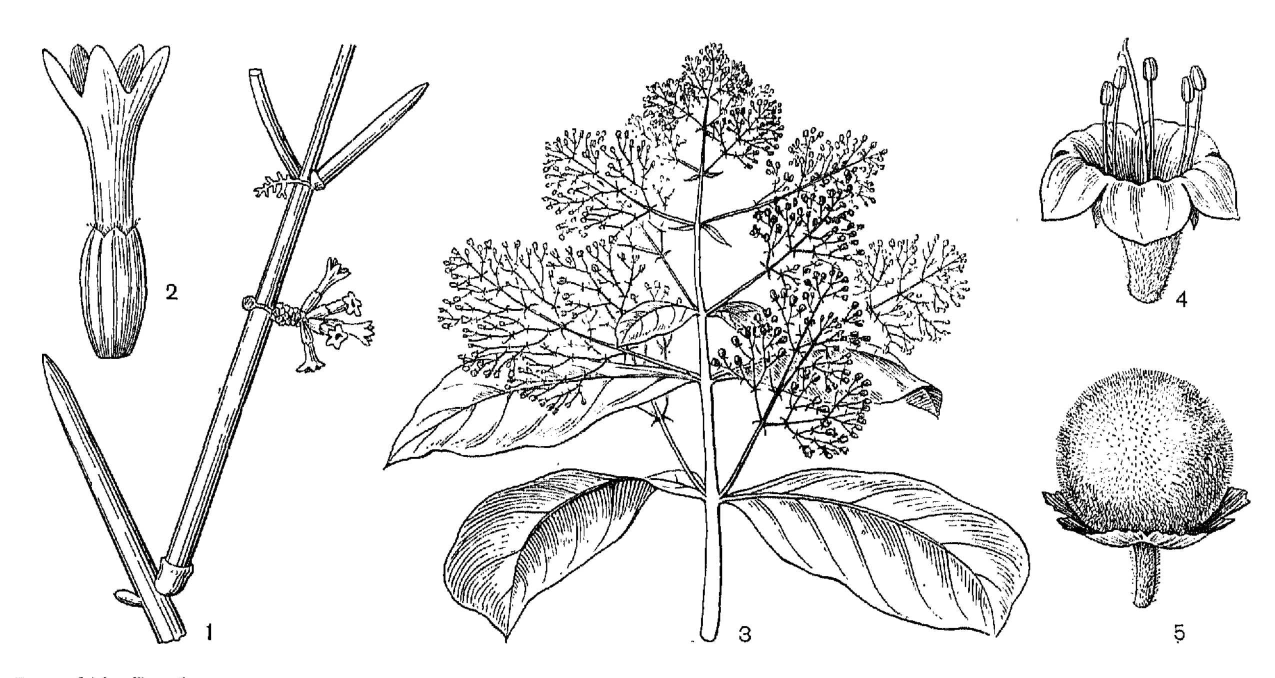



Рис. 212. Вербеновые.

Неоспартон хвойниковидный (Neosparton ephedroides): 1 — цветущая ветвь; 2 — цветок. Тектона большая, или тековое дерево (Tectona grandis): 3 — цветущая ветвь; 4 — цветок; 5 — плод.

Обычно пятичленные цветки вербеновых объединены в различным образом построенные и большей частью имеющие прицветники соцветия верхоцветного или бокоцветного типа. В последнем случае они могут быть кистевидными, колосовидными (например, у многих видов вербены) или головковидными (например, у липпии ползучей). В соцветиях верхоцветного типа полузонтики (дихазии) могут быть расположены в пазухах листьев или в пазухах прицветников, часто образуя метелковидные, щитковидные или зонтиковидные соцветия. Прицветники в соцветиях вербеновых нередко окрашены и принимают участие в привлечении насекомых-опылителей. Так, у некоторых видов ланtаны (Lantana) яркоокрашенные прицветники образуют обертку, окутывающую головкообразное соцветие.

Цветки вербеновых более или менее зигоморфные, причем чашечка гораздо чаще сохраняет актиноморфное строение, чем венчик. Совершенно актиноморфные цветки с пяти- или шестичленным околоцветником известны лишь у малезийского рода *гёнсия* (Geunsia), который имеет также 5—6 далеко выступающих из венчика тычинок. Чашечка всегда сростнолистная и имеет трубчатую колокольчатую или воронковидную форму. Число ее зубцов или лопастей варьирует от 2 до 8, но обычно равно 5. Нередко зубцы слабо развиты, а у палеотропического рода *холмшельдия* (Holmskioldia) окраина очень широковоронковидной чашечки совсем лишена зубцов. У индо-малезийского рода *гименопирамис* (Hymenopyramis) сильно разрастающаяся при плодах чашечка окрашена в белый цвет и имеет 4 широких продольных крыла. Довольно крупные и окрашенные в белый цвет чашечки при ярко-красных венчиках имеет и широко культивируемый в оранжереях африканский клеродендрум Томсона (Clerodendrum thomsoniae). Очень оригинально строение чашечек у индонезийского клеродендрума Минахассы (C. minahassae). Не только перед цветением, но и во время него они вздуты, плотно замкнуты и заполнены водой, выделяемой водяными устьицами — гидатодами. Такие чашечки хорошо защищают внутренние части цветка и нектар от нападений насекомых, не являющихся опылителями.

Некоторые другие вербеновые для защиты цветков и находящегося в них нектара от непрошеных гостей прибегают к помощи муравьев. У яванской *гмелины прицветниковой* (Gmelina bracteata) на чашечках имеются внецветковые нектарники, которые очень активно посещаются муравьями. Настоящим растением-муравьелюбом является *клеродендрум мирмекофильный* (Clerodendrum myrmecophilum), полые междоузлия стеблей которого служат постоянными жилищами для муравьев. Интересно, что эти жилища имеют специальные входы на небольших выростах в верхней части междоузлий. На каждом таком выросте имеется участок очень тонкой ткани, легко

прогрызаемой муравьями при первом заселении ими жилища.

Строение сростнолепестного венчика цветка вербеновых варьирует еще в большей степени, чем строение чашечки: от актиноморфного (у гёнсии) до двугубого и очень сходного с венчиком губоцветных. Очень варьируют и размеры венчика, достигающего у некоторых видов клеродендрума, опыляемых длиннохоботковыми ночными бабочками, длины 15 см. Две нижние лопасти венчика имеют тенденцию к слиянию, и потому многие вербеновые имеют четырехчленный венчик. Некоторые виды клеродендрума имеют мешковидно-разросшуюся нижнюю губу венчика, в других случаях (у бразильского *монохилуса* — Monochilus) венчик в нижней части, напротив, глубоко расщеплен. Внутри трубки венчика нередко имеются приспособления для сохранения нектара — нектаростегии. Так, у *премны* (Premna) внутренняя поверхность трубки покрыта волосками, а у *хлоантеса* (Chloanthes) в нижней части трубки имеется кольцо из густо расположенных ветвистых волосков. Окраска венчиков может быть очень различной, но преобладают красные, розовые и лиловые цвета. У культивируемой в оранжереях *лантаны камара* (Lantana camara) венчики меняют свою окраску 3 раза: у только что распустившихся цветков они оранжевые, затем становятся желтыми и к концу цветения — темно-красными.

Число тычинок в цветках вербеновых может быть равно 5 (например, у тектоны), но обычно имеются только 4 тычинки (иногда еще стаминодий пятый), прикрепленные к трубке венчика. У австралийской маллофоры (Mallophora) нити тычинок очень короткие (пыльники почти сидячие) и прикреплены к трубке венчика между лопастями венчика. У тектоны, напротив, более длинные нити тычинок прикреплены почти у основания трубки венчика. Одна из пар тычинок часто менее развита и нередко представлена стаминодиями.

Пыльники вербеновых всегда интрорзные с параллельными или расходящимися в стороны гнездами. У американского рода *стахитарфета* (Stachytarpheta) гнезда пыльников настолько разошлись, что расположены в одну линию и пыльники производят впечатление одногнездных.

Гинецей вербеновых образован обычно 2, реже 4 (у *дюранты* — Duranta) или 5 (у гёнсии — Geunsia) плодолистиками. У лантаны, липпии и некоторых других родов задний из двух плодолистиков редуцируется. Образуется псевдомономерный гинецей, который, однако, делится ложной перегородкой пополам с одним семязачатком в каждой части и становится вторично двугнездным. У очень многих ро-

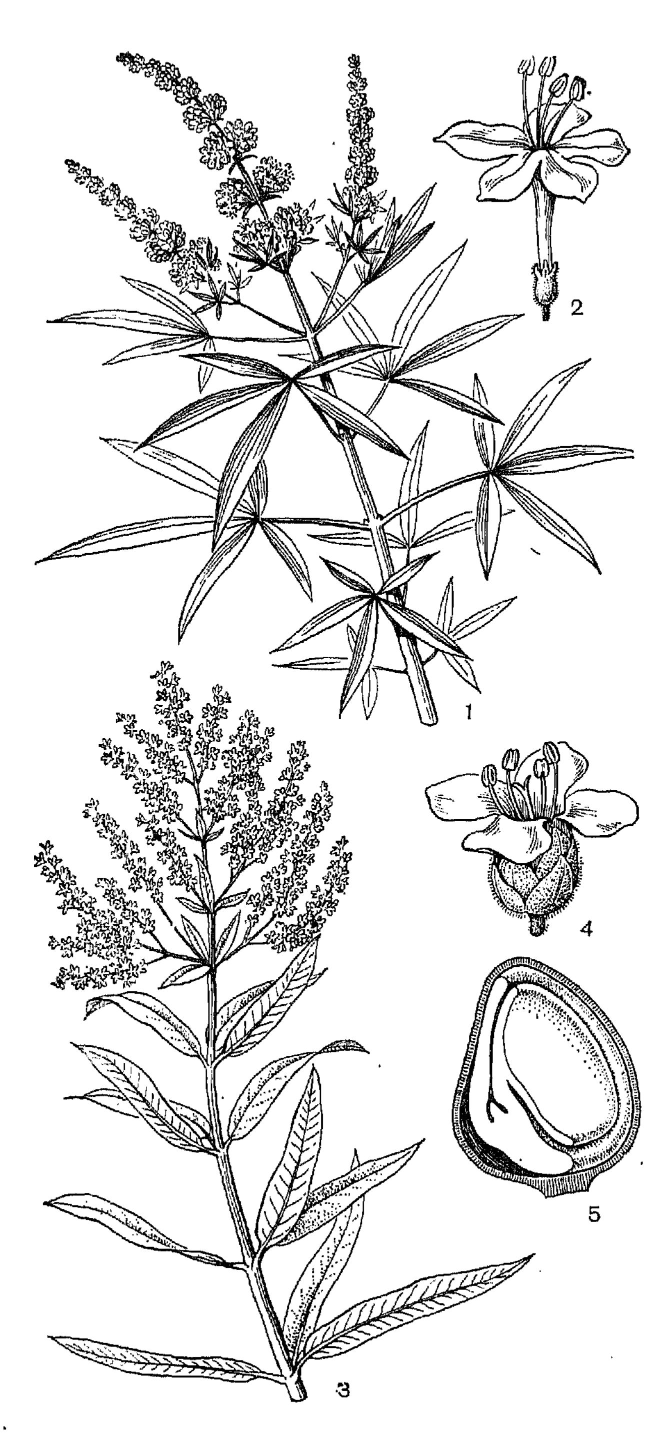



Рис. 213. Вербеновые.

Витекс священный (Vitex agnus-castus): *1* — цветущая ветвь; *2* — цветок. Алоизия трехлистная (Aloysia triphylla): *3* — цветущая ветвь. Авиценния войлочная (Avicennia tomentosa): *4* — цветок; *5* — плод.

дов с двуплодолистиковым гинецеем каждое из двух первичных гнезд также разделяется ложной перегородкой на 2 односемянных гнезда и гинецей становится вторично четырехгнездным. Столбик обычно отходит от верхушки завязи, реже более или менее погружен между ее лопастями, как у близкого семейства губоцветных.

Перекрестному опылению почти всегда обоеполых цветков вербеновых способствует протандрия, а в некоторых случаях и гетеростилия. Только у распространенного в тропической Америке рода *эгифила* (Aegiphila) имеется неполная двудомность: одни особи несут мужские цветки с далеко выступающими из трубки венчика тычинками и недоразвитым гинецеем; другие — женские цветки с рудиментами тычинок и хорошо развитым гинецеем.

Плодам вербеновых придается большое значение при разделении этого семейства на подсемейства и трибы. Обычный тип плода — костянка с 2—4 косточками и мясистым или сочным эндокарпием. У богатого видами рода вербена и некоторых других родов сухой плод распадается на 4 орешкообразные доли. Еще целый ряд родов имеет плод-коробочку, раскрывающуюся 2 или 4 створками. Чашечка обычно остается при плодах и нередко сильно разрастается. Семена имеют прямой зародыш и обычно лишены эндосперма (он имеется у авиценнии и немногих других родов). Авиценнии свойственна еще одна замечательная особенность семян, связанная с обитанием в специфических условиях мангровых зарослей. Прорастание семян у нее начинается уже на материнском растении и опадающие односемянные (вследствие редукции 3 остальных семязачатков) плоды несут не обычный зародыш, свойственный другим вербеновым, а вполне развитый проросток.

По новейшим данным, вербеновые включают около 100 родов и 3000 видов, распространенных почти исключительно в тропических и субтропических странах обоих полушарий. Лишь немногие роды (вербена, витекс и др.) заходят в южные районы умеренно теплых областей, где они представлены также лишь немногими видами. Наиболее богаты вербеновыми Юго-Восточная Азия с Малайским архипелагом (здесь много эндемичных родов), Центральная Америка с островами Карибского моря и Южная Америка. В тропической Африке разнообразие вербеновых менее велико, однако роды клеродендрум и витекс здесь представлены многочисленными видами. Кроме того, 3 небольших рода эндемичны для Мадагаскара, 1 род — для острова Сокотра, а род *стильба* (Stilbe) с 4 близкими родами — для Южной Африки.

Среди вербеновых много растений тропических лесов, в том числе лесообразующих пород (виды тектоны, витекса и др.). Виды авиценнии, как уже упоминалось, принадлежат к характернейшим растениям мангровых зарослей почти во всех тропических странах. Кроме того, это единственный род мангровых растений, выходящий за пределы тропиков на территории Новой Зеландии. Невысокий кустарник витекс священный, или «авраамово дерево» (см. рис. 213), играет заметную роль в растительности побережья Средиземного моря. В Южной Америке многие вербеновые являются нагорными ксерофитами, нередко имеющими очень оригинальные жизненные формы (колючие подушки, прутьевидные кустарники и т. д.).

Взаимоотношения между цветками вербеновых и их опылителями разнообразны, но еще недостаточно изучены. Виды родов с короткой трубкой венчика обычно опыляются мелкими перепончатокрылыми и мухами, с более длинной трубкой — крупными перепончатокрылыми и бабочками. Наиболее крупноцветковые виды опыляются длиннохоботковыми бабочками и птицами (в Америке — колибри, а Азии, Африке и Австралии — нектарницами и медососами). Цветки, опыляемые птицами, лишены запаха и обычно имеют наиболее привлекательную для птиц красную окраску венчика. К орнитофильным видам принадлежит разводимый в оранжереях гималайский кустарник *холмшельдия кроваво-красная* (Holmskioldia sanguinea). Ее цветки имеют не только красный венчик, но и окрашенную в темно-красный цвет очень широкую чашечку. 4 тычинки и рыльце выступают из трубки венчика и касаются головки парящей возле цветка птицы. В последнее время выяснено, что меняющие свою окраску цветки лантаны камара опыляются очень мелкими насекомыми — пузыреногими или трипсами. Трипсы постоянно встречаются только внутри желтых цветков, которые имеют вполне развитые рыльца. Таким образом, смена окраски цветков этого вида указывает опылителям, в какое время следует посещать цветки.

Виды родов вербеновых, имеющих плоды-костянки, в том числе таких богатых видами, как клеродендрум и витекс, распространяются с помощью птиц. Ярко окрашенные чашечки многих видов клеродендрума служат дополнительным средством для их привлечения. Способы распространения видов с сухими плодами еще мало изучены. Доли плода европейского рудерального сорняка *вербены лекарственной* (Verbena officinalis) легко переносятся с почвой на ногах человека и крупных животных, хотя сильно разветвленные сухие стебли этой вербены, по-видимому, могут переноситься и ветром, рассеивая плоды по типу перекати-поле. Плоды

обитающей на побережьях морей и океанов авиценнии распространяются водой во время приливов и отливов, а на более далекие расстояния во время штормов.

Значение вербеновых в жизни человека достаточно велико. Прежде всего к этому семейству принадлежат многие тропические деревья, дающие очень ценную древесину. Особенность этой древесины связана с наличием в ней специфических смол. Наиболее известное из них — тектона большая или тековое дерево (см. рис. 212). В некоторых районах Индии, Бирмы, Таиланда и острова Ява она является лесообразующей породой влажных тропических листопадных лесов. В настоящее время тектона культивируется не только в Южной и Юго-Восточной Азии, но также в тропической Африке и Южной Америке. Ее древесина отличается красотой, высокой прочностью и устойчивостью против гниения и повреждения насекомыми, легко поддается обработке. Используется она главным образом в судостроительной и вагоностроительной промышленности, а также для изготовления мебели, составляя важную статью экспорта стран тропической Азии. Очень твердую древесину дают принадлежащие к числу так называемых «железных деревьев» виды американского рода *цитарексилум* (Citharexilum). Очень высокими качествами обладают и древесины некоторых тропических видов витекса. Средиземноморский вид этого рода витекс священный широко культивируется в качестве декоративного кустарника. Его гибкие ветви используются для плетения различных изделий. Кроме того, он содержит эфирные масла и прежде использовался в народной медицине. Плоды этого вида могут служить заменителем перца, а мясистые костянки некоторых тропических видов, например африканского *витекса Момбассы* (V. mombassae) довольно широко используются в пищу местным населением.

Ценное эфирное масло, обладающее приятным (напоминающим лимон) запахом и потому используемое в парфюмерии и пищевой промышленности, дает *алоизия трехлистная* (Aloysia triphylla, см. рис. 212), называемая также «лимонной вербеной». Этот южноамериканский кустарник с мутовчатыми листьями иногда культивируется в садах и парках юга СССР. Многие другие кустарниковые вербеновые принадлежат к числу декоративных растений. Среди них много видов *клеродендрума* (клеродендрум Томсона, *клеродендрум Бунге* — C. bungei и др.), часто имеющие ярко окрашенные чашечки. Это наиболее крупный род семейства (более чем с 400 видами). Нередко встречаются в культуре виды лантаны, особенно *лантана камара* (Lantana camara) и *красивоплодника* (Callicarpa), имеющие сине-фиолетовые или пурпурно-фиолетовые плоды-костянки. Несколько травянистых декоративных растений имеется в роде *вербена* (Verbena), включающем более 300 видов. Наиболее известна из них *вербена гибридная* (V. hybrida), происходящая от гибридизации нескольких южноамериканских видов и культивируемая на значительной территории нашей страны. Другие виды встречаются в культуре значительно реже. Некоторые вербены имеют лекарственное значение. Так, *вербена крапиволистная* (V. urticifolia) применяется как жаропонижающее и тонизирующее средство. Прежде в народной медицине широко использовалась и европейская *вербена лекарственная* (V. officinalis).

## СЕМЕЙСТВО ГУБОЦВЕТНЫЕ (LAMIACEAE, ИЛИ LABIATAE)

Представители этого семейства легко узнаются уже по строению венчика цветков, имеющего длинную трубку и двугубый зев, напоминающий разинутую пасть сказочного животного. Хотя сходный по облику венчик имеется еще в нескольких семействах цветковых растений (например, у многих норичниковых), для губоцветных он особенно характерен. Не менее своеобразен и плод губоцветных, состоящий из 4 односемянных орешкообразных или редко костянковидных долей, тогда как у сходных с ними по строению венчика норичниковых плод — обычно многосемянная коробочка. К числу важных отличительных особенностей губоцветных принадлежат также супротивные (очень редко мутовчатые), обычно цельные листья без прилистников и обычно четырехгранные стебли. Очень существен ароматический запах, свойственный большинству видов губоцветных, который определяется присутствием на всех или на некоторых частях растения желёзок, выделяющих эфирные масла сложного состава (в них входят ароматические спирты, фенолы, терпены, альдегиды и другие органические соединения). Именно присутствием этих масел в значительной степени определяется практическое использование губоцветных в качестве технических, лекарственных и ароматических растений.

Большинство губоцветных — травы и полукустарники. Однако среди них, особенно в тропиках и субтропиках, много и кустарников, примером которых может служить распространенный в Средиземноморской флористической области *розмарин лекарственный* (Rosmarinus officinalis, табл. 55) — вечнозелёный кустарник с мелкими линейными листьями и сине-фиолетовыми (до почти белых) цветками (рис. 214). Губоцветные — деревья имеются

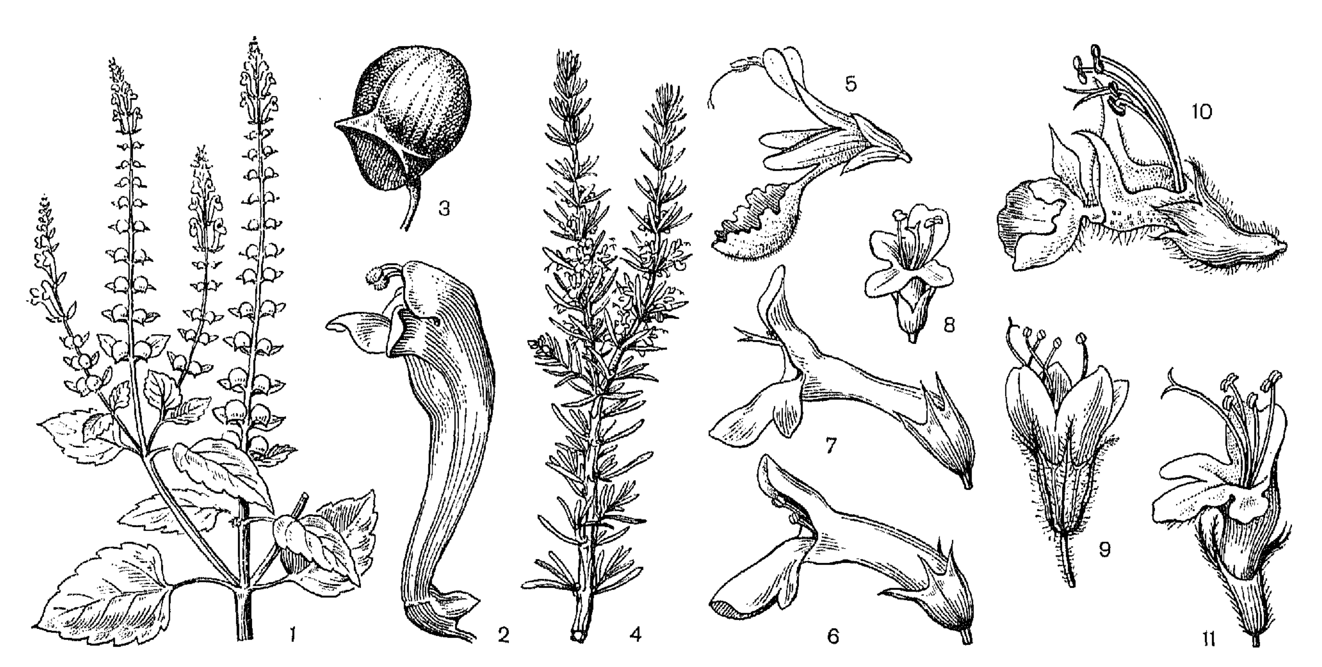



Рис. 214. Губоцветные.

Шлемник высочайший (Scutellaria altissima): *1* — часть растения с цветками; *2* — цветок; *3* — чашечка при плодах. Розмарин лекарственный (Rosmarinus officinalis): *4* — цветущая ветвь; *5* — цветок. Буквица лекарственная (Betonica officinalis): *6* — цветок в начале цветения (протандрия); *7* — цветок в конце цветения. Зюзник высокий (Lycopus exaltatus): *8* — цветок. Мята длиннолистная (Mentha longifolia): *9* — цветок. Дубравник лекарственный (Teucrium marum): *10* — цветок. Тимьян ползучий (Thymus serpyllum): *11* — цветок.

только в тропиках, но, в отличие от близкого преимущественно древесного семейства вербеновых, ими являются лишь немногие виды двух американских родов: *хиптис* (Hyptis) и *левкосцептрум* (Leucosceptrum). «Чемпион» по высоте среди них — бразильский вид *хиптис перепончатый* (H. membranacea), достигающий в высоту 12—15 м, в то время как другие древесные губоцветные обычно не достигают высоты 5 м. В тропиках встречаются и немногие лианы, к которым принадлежат лишь американский род *салазария* (Salazaria), некоторые виды *шлемника* (Scutellaria, табл. 55) и гавайского рода *стеногина* (Stenogyne).

Стебли травянистых губоцветных обычно прямостоячие и не нуждаются в опоре, хотя имеются виды со стелющимися по земле и укореняющимися в узлах стеблями (например, *будра плющелистная* — Glechoma hederacea). У *живучки ползучей* (Ajuga reptans), кроме прямостоячих репродуктивных побегов, из пазух листьев розетки образуются дугообразные направленные к земле и укореняющиеся верхушками вегетативные побеги, подобные усам земляники. Хорошо развитая розетка прикорневых листьев, сохраняющаяся во время цветения растения, имеется у многих травянистых губоцветных (например, у некоторых шалфеев — Salvia).

Главный корень часто сохраняется в течение всей жизни растения, реже отмирает и замещается придаточными корнями, отходящими или от основания стебля или от отходящих от него ползучих подземных побегов — корневищ, свойственных многим видам губоцветных. Довольно редко среди губоцветных встречаются виды с корневыми отпрысками, например *живучка женевская* (Ajuga gennevensis, табл. 55). У многих прибрежных видов, обитающих на переувлажненных местообитаниях, в корневищах образуются воздухоносные полости или участки воздухоносной ткани. Некоторые губоцветные имеют клубневидно утолщенные корни, в тропических странах употребляемые в пищу.

При супротивном расположении листьев близлежащие пары крестообразно чередуются друг с другом. Следствием этого и является четырехгранность стеблей губоцветных, причем грани могут быть плоскими, выпуклыми или вогнутыми. Видов, имеющих мутовчатое расположение листьев, среди губоцветных немного. К ним принадлежит, в частности, оригинальный австралийский кустарник *вестрингия* (Westringia) с мелкими цельнокрайними листьями, расположенными мутовками по 3—6 (рис. 215). Очередное листорасположение отмечено только у первых листьев проростков

Рис. 215. Цветущие ветви губоцветных:
1 — вестрингия жестколистная (Westringia rigida); 2 — молуцелла гладкая (Molucella laevis).

в родах *зопник* (Phlomis) и *буквица* (Betonica).

Листья губоцветных обычно цельные и часто цельнокрайние, хотя встречаются и перисто-раздельные (например, у *шалфея скабиозолистного* — Salvia scabiosifolia). Известны как голые или почти голые виды, например декоративный *шалфей блестящий* (S. splendens), так и виды, густо покрытые волосками. Среди последних такие средиземноморские виды, как *чистец критский* (Stachys cretica) и *железница крымская* (Sideritis taurica), не уступают по красоте знаменитому альпийскому эдельвейсу. Из волосков наиболее распространены многоклеточные простые волоски. Головчатые волоски, головка которых функционирует как желёзка, вырабатывающая эфирное масло, встречаются у многих губоцветных.

Обычно пятичленные и, как правило, обоеполые цветки губоцветных располагаются в пазухах неизмененных или видоизмененных в прицветники листьев. Лишь в немногих случаях (например, у видов шлемника) они одиночные, обычно же цветки образуют так называемые ложные мутовки, составленные двумя супротивными соцветиями, несущими прицветнички. Оси всех первичных соцветий, часто сильно укороченные и составляющие их цветки, кажутся расположенными непосредственно в листовых пазухах, образуя колосовидные соцветия. Иногда ось общего соцветия сильно укорочена и все соцветие становится головкообразным, например у *зизифоры головчатой* (Ziziphora capitata) и у большого американского рода хиптис. У нередкого в горных районах Средней Азии *зайцегуба* (Lagochilus) расположенные при основании ложных мутовок прицветнички видоизменены в мощные колючки, защищающие растение от поедания травоядными животными. У некоторых других губоцветных в колючки видоизменяются прицветники или верхние листья, а иногда зубцы листьев.

И чашечка, и венчик губоцветных обычно образованы 5 сросшимися своей основной частью в трубку листочками. Лишь немногие роды, например западносредиземноморский род *преслия* (Preslia), имеют четырехчленный околоцветник. Чашечка губоцветных может иметь самую разнообразную форму: трубчатую, колокольчатую, воронкчатую, шаровидную, а в зеве может быть как двугубой без каких-либо зубцов, так и 5(4)-зубчатой с зубцами одинаковой или различной длины (в последнем случае чашечка также более или менее двугубая). В отличие от венчика, видоизменения которого связаны с приспособлением к опылению, видоизменения чашечки обычно связаны с приспособлением к распространению плодов. Нередко (например, у пустырника) зубцы чашечки имеют вид отогнутых в сторону колючек. Иногда вся чашечка или ее зубцы сильно разрастаются, увеличивая парусность чашечки при распространении семян с помощью ветра, или чашечка становится ярко окрашенной, играя роль в привлечении насекомых или птиц-опылителей, например, ярко-красная чашечка шалфея блестящего. Очень оригинальна чашечка у большого (около 300 видов), почти космополитного рода шлемник. Она здесь двугубая с цельнокрайними губами и после созревания плода распадается на 2 части, имеющие вид створок: нижнюю остающуюся и верхнюю опадающую. Верхняя часть чашечки у многих видов этого рода несет еще поперечную чешуевидную складку — щиток. Шлемник имеет еще ряд особенностей, отличающих этот род от других родов губоцветных (в том числе отсутствие эфиромасличных желёзок), и не случайно некоторые авторы даже предлагали выделить его в особое семейство шлемниковые (Scutellariaceae).

Как уже упоминалось выше, венчик губоцветных обычно разделен на две губы, из которых верхняя образована 2, а нижняя — 3 лепестками. Верхняя губа может быть плоской или выпуклой, иногда она бывает цельнокрайней, так что никаких следов присутствия 2 лепестков не обнаруживается. Нижняя губа почти всегда более крупная (посадочная площадка для опылителей), трехлопастная с более крупной и нередко, в свою очередь, двулопастной средней лопастью. Иногда на ее боковых ло-

пастях имеются нитевидные придатки, как у *яснотки* (Lamium). Довольно оригинальное строение венчика у родов *дубравник* (Teucrium) и *живучка* (Ajuga, табл. 55). У первого из них верхней губы нет совсем и тычинки вместе со столбиком далеко выступают из зева венчика (рис. 214). Однако 2 верхние лопасти, обычно образующие верхнюю губу, здесь не исчезли, а присоединены к нижней губе венчика, составленной не из 3, а из 5 лопастей. У живучки верхняя губа очень короткая по сравнению с длинной нижней губой и венчик также кажется одногубым. У *базилика* (Ocimum) и близких родов верхняя губа венчика образована не 2, как обычно, а 4 лепестками. Нижняя губа состоит всего из одного плоского или вогнутого лепестка. Для родственного базилику *шпороцветника* (Plectranthus), заходящего на юг Дальнего Востока, характерно, кроме того, наличие вздутия в нижней части трубки венчика, причем у некоторых видов это вздутие переходит в настоящую шпору. Некоторые роды губоцветных, в том числе и *зюзник* (Lycopus, рис. 214), имеют короткий и почти актиноморфный венчик с 4—5 лопастями. Окраска венчиков у губоцветных может быть розовой, лиловой, сиреневой, синей, желтой, белой, часто в различных комбинациях.

Тычинок в цветках губоцветных обычно 4, прикрепленных к трубке венчика. У тропического рода *колеус* (Coleus, табл. 55) и некоторых близких родов тычиночные нити срастаются друг с другом, образуя короткую трубку. Иногда имеется рудимент пятой тычинки, вероятно, исчезнувшей в результате преобразования актиноморфного венчика в зигоморфный в ходе эволюции губоцветных. Пара задних тычинок обычно короче передней пары, но иногда, например у *котовника* (Nepeta), имеет место обратное соотношение. У мяты (Mentha) с ее почти актиноморфным околоцветником все 4 тычинки почти одинаковой длины. Редукция тычинок в пределах семейства идет еще дальше — до 2 тычинок, причем редуцируются 2 задние тычинки, иногда сохраняясь в виде стаминодиев. Две тычинки характерны, например, для средиземноморского рода розмарин, шалфея и североамериканско-мексиканского рода *монарда* (Monarda). Ниже места прикрепления тычинок нередко имеется волосистое кольцо — защитное приспособление для нектара.

Пыльники губоцветных имеют различную форму. Гнезда их обычно одинаково развиты, реже одно из них (чаще переднее) развито слабее другого или редуцировано. У многих видов шалфея специализация тычинок зашла наиболее далеко в связи с очень совершенным приспособлением цветков к опылению определенными насекомыми (рис. 216). Каждый из пыльников двух имеющихся здесь тычинок превратился в своеобразное рычажное устройство, на одном конце которого находится вполне развитое верхнее гнездо пыльника, а на другом — обычно ложкообразный рудимент второго (нижнего) гнезда пыльника. Разросшийся в длинную нить связник (часть тычинки между гнездами пыльников) подвижно закреплен на очень короткой тычиночной нити. Полная редукция одного из гнезд пыльников у двух верхних тычинок имеет место еще у шлемника и железницы, но удлинения связника здесь не происходит.

Нектарники губоцветных являются производным основания плодолистиков. Наиболее обычный тип нектарника — это диск с 4 лопастями или зубцами. Каждая лопасть может выделять нектар, но эта способность находится в зависимости от степени развития самих лопастей и их проводящей системы. Насекомые находят нектар под завязью в нижней части венчика, однако при обильном выделении нектара им равномерно заполняется вся нижняя часть трубочки венчика и насекомому достаточно опустить хоботок в трубку, чтобы набрать много нектара. У шлемника сплошной нектароносный диск обычно замещен подковообразным нектарником с 3—5 неравными долями.

В строении гинецея всех губоцветных много общего. Он всегда образован двумя плодолистиками с числом гнезд, соответствующим числу плодолистиков. Однако каждое из гнезд делится ложной перегородкой пополам, вследствие чего завязь становится четырехлопастной, с одним семязачатком в каждой лопасти. Столбик у большинства губоцветных отходит от основания лопастей завязи (гинобазический), но в подсемействах живучковых (Ajugoideae) и простантеровых (Prostantheroideae) он обычно не вполне гинобазический или даже отходит почти от верхушки завязи, как в семействе вербеновых. У шлемника завязь не сидячая, как у остальных губоцветных, а расположена на ножке, образованной сильно суженной нижней частью гинецея.

Хотя цветки губоцветных обычно обоеполые, но во многих родах (например, мята, тимьян — Thymus) наряду с ними встречаются и женские цветки с рудиментарными тычинками, обычно имеющие более мелкий и бледно окрашенный венчик. Значительно реже встречаются мужские цветки с рудиментом гинецея (например, у некоторых видов котовника). Клейстогамные цветки с не выступающим из чашечки и обычно не опадающим венчиком можно видеть у обычного во многих районах СССР однолетнего сорняка *яснотки стеблеобъемлющей* (Lamium amplexicaule). Эти цветки обычно образуются

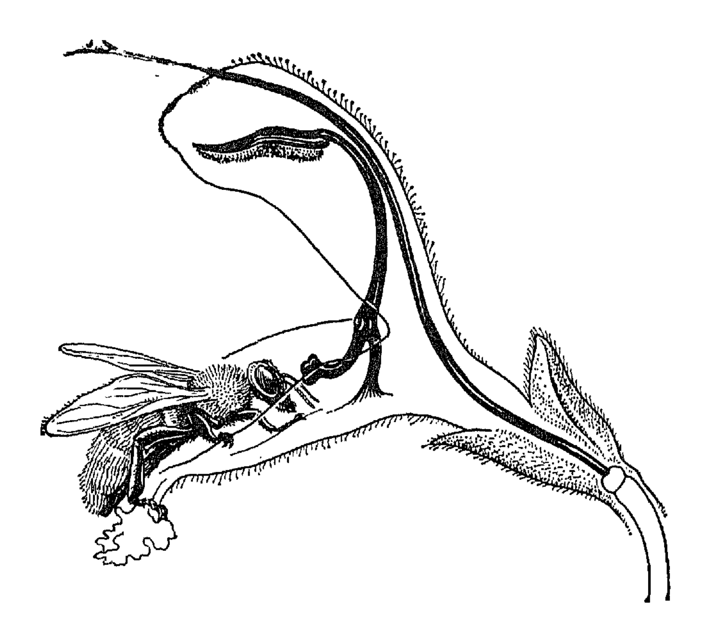


Рис. 216. Схематичный продольный разрез цветка шалфея (Salvia) с насекомым опылителем.

в неблагоприятных климатических условиях: ранней весной или поздней осенью.

Плод губоцветных состоит из 4 односемянных и большей частью орешкообразных долей, имеющих очень различную форму. При плодах венчик обычно опадает (но остается у клейстогамных цветков и у некоторых родов подсемейства живучковых), а чашечка всегда остается и нередко разрастается (особенно у видов рода *молуцелла* (Molucella, см. рис. 215) и *гименократер* (Hymenocrater). Эндосперм в зрелых семенах обычно отсутствует, реже сохраняется, что является примитивной особенностью. Наиболее развит эндосперм у видов австралийского подсемейства простантеровых и у рода *тетрахондра* (Tetrachondra). Наружная оболочка долей плода нередко несет бугорки, сосочки или волоски,что связано со способом их распространения.

По новейшим данным, семейство губоцветных насчитывает около 200 родов и 3500 видов, распространенных почти по всему земному шару. Особенно многочисленны губоцветные в странах древнесредиземноморской флоры — от Канарских островов до Западных Гималаев, где они часто играют заметную роль в растительных группировках. Почти полностью отсутствуют губоцветные в Арктике и Антарктике. Очень мало губоцветных и в зоне тайги. Довольно богаты губоцветными горные районы тропиков, особенно Центральная и Южная Америка. В Австралии представлены главным образом эндемичные для этого континента роды подсемейства простантеровых (6 родов и около 100 видов). Еще беднее губоцветными Новая Зеландия, где имеются лишь по одному виду шлемника и мяты (оба эндемичных) и один из двух видов очень своеобразного рода тетрахондра (второй вид встречается в Патагонии). Род тетрахондра иногда выделяется в отдельное семейство. Относительно богаты губоцветными Гавайские острова с 2 эндемичными родами преимущественно тропического подсемейства празиевых.

Среди губоцветных преобладают нагорные и равнинные ксерофиты на сухих открытых местообитаниях, однако среди них немало и мезофильных лесных и луговых растений. В тропических дождевых лесах представлены лишь немногие виды. Настоящих водных растений среди губоцветных нет совсем, но имеется несколько родов, многие виды которых обитают по берегам водоемов и на болотах. Таковы, например, очень широко распространенные роды мята, зюзник, шлемник.

Взаимоотношения губоцветных с их опылителями-насекомыми (а в тропической и субтропической Америке также колибри) очень сложны и являются результатом длительной сопряженной эволюции. Виды родов с наиболее просто устроенными цветками, имеющими почти правильный венчик с короткой трубкой и 4 тычинки почти одинаковой длины (например, мята см. рис. 214) обычно опыляются мелкими перепончатокрылыми и мухами, так как нектар в них легко доступен. У большинства других губоцветных с хорошо выраженной двугубостью венчика тычинки и столбик прилегают к верхней губе, а нектар помещается в нижней части довольно длинной трубки. Опылителями таких цветков являются преимущественно перепончатокрылые и бабочки, реже крупные мухи из семейства журчалок. Посетители цветка прикасаются спинкой сначала к рыльцу, а затем к пыльникам и уносят на ней часть пыльцы. У яснотки и некоторых других родов высыпание пыльцы на спинку насекомого облегчается присутствием на пыльниках обращенных вниз волосков, за которые насекомое задевает. Замечательные приспособления типа рычага или шлагбаума, который открывает доступ к нектару лишь после попадания пыльцы на спинку насекомого, имеются у видов зопника и *черноголовки* (Prunella), однако наибольшего совершенства они достигают у видов шалфея, у которых пыльники двух имеющихся тычинок преобразованы в своеобразные подвижные рычажные устройства (см. выше). Опыляющее насекомое, чтобы достать нектар, просовывает голову в трубку венчика, отодвигает внутрь и кверху ложкообразно расширенный рудимент нижнего гнезда пыльника, а находящееся на другом конце удлиненного

связника фертильное гнездо пыльника ударяет по спинке насекомого, высыпая на нее пыльцу (см. рис. 216). У американских губоцветных из родов шалфей, шлемник, монарда и других нередки крупные красные цветки, опыляемые крупными ночными бабочками и колибри. Последние, как и бабочки из семейства бражников, парят возле цветков, высасывая клювом нектар и касаясь головкой расположенных под верхней губой или выступающих из венчика рылец и тычинок.

У некоторых губоцветных (особенно у родов подсемейства базиликовых) тычинки и столбик помещаются на нижней губе, так что насекомое, посещающее цветок (обычно бабочки), уносит пыльцу на нижней стороне брюшка. В других родах губоцветных тот же самый эффект (нижнее положение тычинок и столбика) достигается за счет перекручивания трубки венчика (верхняя губа становится как бы нижней губой), перекручивания цветоножки и сильно поникающего соцветия (например, у *шалфея поникшего* — S. nutans цветущие соцветия обращены вниз верхушкой). Возможность самоопыления цветков губоцветных нередко устраняется за счет более раннего созревания тычинок по сравнению с рыльцем (протандрии), однако во многих других случаях самоопыление вполне возможно. Следует отметить, что у многих губоцветных в привлечении насекомых и птиц принимают участие не только венчик, но и другие части цветка и соцветия. Так, у шалфея блестящего имеются ярко-красные чашечки, а у *шалфея дубравного* (S. nemorosa) — сине-фиолетовые прицветники.

Очень многие губоцветные распространяются с помощью ветра (анемохория). Единицами распространения — диаспорами — в этом случае обычно являются односемянные части дробного плода, парусность которых может увеличиваться за счет их волосистости или образования крыловидных или хохолковидных выростов. Так, у распространенного в тропической Африке рода *тиннея* (Tinnea) плоды имеют хохолкообразные щитки. У анемохорных губоцветных стебли часто долго сохраняются в сухом состоянии, постепенно рассеивая плоды (даже в зимнее время). В других случаях, напротив, растопыренно разветвленные стебли с плодоносящими соцветиями легко обламываются у своего основания и перекатываются ветром по степи, постепенно разбрасывая плоды. Такими перекати-поле являются некоторые виды шалфея, зопника, котовника и др. Чем дольше плоды не выпадут из чашечек, тем на большее расстояние они перенесутся. Поэтому у многих губоцветных имеются приспособления для удерживания плодов в чашечке: кольцо волосков в ее зеве или загнутые внутрь зубцы.

У многих анемохорных губоцветных доли плода опадают вместе с чашечкой. Парусность в этих случаях достигается или за счет относительно длинных и нередко реснитчатых зубцов чашечки (например, у *тимьяна* — Thymus), или за счет сильного разрастания трубки чашечки и ее зубцов. Так, у *молуцеллы* (Molucella) трубка чашечки при плодах сильно увеличенная, перепончатая, ширококолокольчатая (см. рис. 214), а у зайцегуба, напротив, сильно разрастаются в ширину зубцы чашечки.

У некоторых видов *отостегии* (Otostegia) роль летучки выполняет сильно расширенная перепончатая верхняя губа чашечки, а у алжирского *саккокаликса* (Saccocalyx satureioides) чашечка при плодах пузыревидно вздутая с закрытым зубцами зевом, что позволяет находящемуся в ней плоду переноситься ветром на большие расстояния.

Среди губоцветных немало видов, распространяющихся с помощью животных, причем приспособления к зоохории не менее разнообразны. Многие губоцветные имеют ослизняющиеся при смачивании оболочки долей плода и могут распространяться как эндозоохорно (с помощью поедающих плоды животных, преимущественно птиц), так и эпизоохорно (на шерсти и перьях, а также на ногах животных и человека). Большая эффективность эндозоохории достигается путем образования костянковидных долей плода с сочной мясистой оболочкой (у средиземноморского рода празиум). У рода *хослундия* (Hoslundia) из тропической Америки мясистой (ягодообразной) при плодах становится чашечка, зев которой закрыт зубцами. Эпизоохорно распространяются виды с клейкими или волосистыми долями плода. Во многих случаях для эпизоохорного распространения служат также опадающие вместе с плодами чашечки, жесткие волоски и жесткие оттопыренные в стороны зубцы, которые являются отличным приспособлением для заякоривания в шерсти животных.

Плоды некоторых губоцветных (особенно видов живучки и яснотки) имеют различным образом устроенные придатки, служащие пищей муравьям. Им свойствен так называемый мирмекохорный способ распространения. Бразильский вид *хиптис Глазью* (H. glasiovii) вообще принадлежит к растениям «муравьелюбам» (мирмекофилам): во вздутых междоузлиях его стеблей постоянно находятся поселения особых муравьев.

Виды губоцветных, обитающих у берегов водоемов и на болотах (например, виды мяты и зюзника), имеют плавающие доли плода, приспособленные к распространению водными потоками, но отчасти и водными животными.

Система губоцветных еще далека от совершенства и находится в стадии разработки. Прежде всего еще не вполне ясна граница, отделяющая губоцветных от близкого, но более примитивного семейства вербеновых. Так, некоторые авторы предлагают относить к вербеновым 2 подсемейства губоцветных, сходные по строению гинецея с многими родами вербеновых,— простантеровые и живучковые; другие, напротив, предлагают перенести в губоцветные значительную часть семейства вербеновых. Согласно одной из последних систем семейства губоцветных, разработанной немецким ботаником Х. Мельхиором (1964), оно делится на 9 подсемейств. Первое место среди них занимает австралийское подсемейство простантеровые (Prostantheroideae), отличающееся относительно примитивным строением гинецея и семенами с эндоспермом, но имеющее довольно высокоспециализированное строение околоцветника. Далее следует подсемейство живучковых (Ajugoideae), у которого гинецей, как у простантеровых, но семена без эндосперма. Сюда относятся роды живучка, *дубравник* (Teucrium), *аметистея* (Amethystea) и др. В особое монотипное подсемейство розмариновые (Rosmarinoideae) выделяется род *розмарин* (Rosmarinus, табл. 55) с резко выраженным двугубым венчиком, 2 тычинками и семенами без эндосперма (см. рис. 214).

Следующее подсемейство — базиликовые (Ocimoideae), как и все последующие подсемейства, отличается от предыдущих подсемейств более специализированным гинецеем с ясно выраженным гинобазическим столбиком. Тычинок 4, редко 2. Представители этого подсемейства распространены почти исключительно в тропических и субтропических странах. Самый большой род хиптис (Hyptis) заключает более 350 видов, распространенных главным образом в Южной и Центральной Америке. К этому роду относятся самые высокие среди губоцветных деревья, произрастающие в лесах Бразилии. В род хиптис входят два хозяйственно важных вида: *хиптис колосоносный* (H. spicigera), культивируемый для получения из его семян масла, похожего на кунжутное, и *хиптис пахучий* (H. suaveolens), или «сангура», дающий очень ароматичный лечебный чай. Род *базилик* (Ocimum) насчитывает до 150 видов, распространенных в тропических и субтропических странах, особенно в Африке. К этому роду относятся *базилик благородный* (O. basilicum), родом из тропической Азии, возделываемый во многих странах, в том числе в южных частях СССР, как пряное растение. В Китае культура этого растения известна с 500 г. до н. э. Другой известный представитель этого рода — *базилик эвгенольный* (O. gratissimum) — кустарник, родом из тропической Азии, культивируется, в частности, у нас в Грузии и в южных районах Краснодарского края как эфиромасличное растение. Пользуется известностью также *базилик священный* (O. sanctum) — палеотропический кустарник, возделываемый в Индии и в других странах как культурное растение. Род *шпороцветник* (Plectranthus) включает около 250 видов, распространенных в тропических и субтропических странах Старого Света. Ряд видов этого рода достигает на севере Японии и южных районов Дальнего Востока. Наконец, следует упомянуть палеотропический род колеус (табл. 55, около 150 видов). Некоторые виды, в том числе *колеус съедобный* (C. edulis), имеют крахмалистые клубневидно утолщенные корни и культивируются как пищевые растения в тропиках Старого Света. Многие виды декоративны, и некоторые из них выращивают в комнатах и садах. Индо-малайский вид *колеус амбоинский* (C. amboinicus) употребляют в качестве приправы к еде, а корни индийского *колеуса веттивериовидного* (C. vettiverioides) идут на различные украшения. В подсемейство катофериевые (Catopherioideae) входит лишь один род *катоферия* (Catopheria, 3 вида), распространенный от Мексики до Колумбии. Виды катоферии — очень оригинальные по облику растения, характеризующиеся зародышем с сочным корешком, прилегающим к семядолям.

Подсемейство лавандовые (Lavanduloideae) также заключает только один род *лаванда* (Lavandula). Род лаванда, насчитывающий около 28 видов, распространен главным образом в Средиземноморье и Макаронезии, но его ареал простирается до Сомали в Африке и до Индии. Сюда входят полукустарники и кустарники. Некоторые виды с древних времен используют для получения ценных эфирных масел. *Лаванда узколистная* (L. angustifolia) — кустарник до 1 м, а иногда до 2 м высотой, широко культивируется для получения ценных эфирных масел и очень популярен также как декоративное растение. Эфирные масла получают также из *лаванды широколистной* (L. latifolia) и некоторых других видов. Сухие цветки и листья лаванды долго сохраняют пряный запах, их используют для отпугивания моли. Следующее подсемейство — празиевые (Prasioideae) состоит из 6 родов, распространенных преимущественно в тропической Азии. Лишь один монотипный род *празиум* (Prasium) встречается в Средиземноморье от Португалии до Югославии. Для празиума, как и для других представителей подсемейства, характерны костянковидные доли плода.

К обширному подсемейству яснотковые (Lamioideae, у Мельхиора оно называется Stachyoideae) принадлежит подавляющее большинство

внетропических губоцветных. Из представителей этого подсемейства следует прежде всего назвать род *погостемон* (Pogostemon) с около 40 видами, распространенными в Китае и в тропической Азии. К этому роду относится *пачули* (P. cablin) — происходящее из Филиппин очень ароматическое растение. Его широко культивируют в тропических странах для получения эфирного масла. Пачулевое масло обладает бактерицидными свойствами и широко используется в парфюмерии и медицине. К числу полезных представителей подсемейства относятся также 5 видов рода *перилла* (Perilla), распространенных в Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии. *Перилла кустарниковая* (P. frutescens) культивируется в Восточной Азии в качестве масличного и лекарственного растения, а *перилла курчавая* (P. frutescens var. crispa) с темно-пурпуровыми, курчавыми листьями очень декоративна и в Китае и Японии выращивается как масличная, эфиромасличная и салатная культура. Еще большее значение имеет род *мята* (Mentha, около 25 видов в умеренной зоне северного полушария, в Южной Африке и в Австралии). Цветки у видов мяты почти актиноморфные, четырехчленные, с 4 почти одинаковыми тычинками. Некоторые виды мяты, особенно *гибридная мята перечная* (M. piperita), широко культивируют как ценные лекарственные и пищевые (в качестве приправы) растения. Мятные масла, содержащие наряду со многими другими компонентами значительное количество ментола, добавляют во многие лекарственные препараты, в конфеты и в зубную пасту. *Иссоп лекарственный* (Hyssopus officinalis) также культивируют как эфиромасличное, лекарственное и декоративное растение. Определенное значение имеют также виды рода *душица* (Origanum). Известно около 15—20 видов этого рода, распространенных в Европе, Средиземноморье и в умеренных областях Азии. *Душицу обыкновенную* (O. vulgare) используют как лекарственное растение, а листья употребляют как пряность и приправу в пищу и в ликеро-водочном производстве. Широко культивируют *майоран* (O. majorana), вместе с несколькими близкими видами иногда выделяемый в отдельный род Majorana. Родина майорана — Юго-Западная Азия и Северная Африка. Листья майорана используют в пищу как пряность к различным блюдам и для придания аромата уксусу и чаю. Из листьев и цветков добывают эфирное масло. Одним из наиболее известных представителей семейства является род *тимьян* (Thymus), насчитывающий от 35 до 400 видов в зависимости от точки зрения систематика на объем вида. Листья тимьяна содержат эфирные масла, главным образом тимол, используемый в медицине. Листья используют как пряность и в консервной и ликеро-водочной промышленности. Средиземноморский *тимьян обыкновенный* (T. vulgaris) широко культивируется в умеренных и тропических странах. Используются также виды рода *мелисса* (Melissa, 5 видов в Евразии). *Мелиссу лекарственную*, или *лимонную мяту* (M. officinalis), культивируют как эфиромасличное, медоносное и пряное растение. Близок к мелиссе род *чабер* (Satureja), насчитывающий до 200 видов, распространенных в умеренных и субтропических областях. *Чабер садовый* (S. hortensis) культивируют как эфиромасличное растение. Его используют как пряность, в медицине и парфюмерии, а также для ароматизации ликеров и коньяков. Наконец, *чабер горный* (S. montana) разводят как декоративное растение.

*Чистец* (Stachys) — один из крупных родов подсемейства, насчитывающий около 300 видов, распространенных в умеренных, субтропических и тропических областях, отсутствующих, однако, в Австралии и Новой Зеландии. Некоторые виды чистеца играют заметную роль в сложении растительного покрова (табл. 55). Из числа полезных видов следует упомянуть так называемый *китайский артишок* (S. affinis), введенный в культуру в Китае и в настоящее время разводимый также в Японии, Бельгии и Франции в качестве овощного растения ради съедобных клубневидных корневищ. Несколько видов чистеца культивируются в качестве декоративных растений.

Шалфей — самый крупный род в семействе губоцветных. Число видов шалфея достигает 700, и они широко распространены в умеренных, субтропических и тропических областях. Некоторые виды шалфея играют заметную роль в растительном покрове. Широко культивируется и всем хорошо известен *шалфей лекарственный* (S. officinalis). Очень популярным декоративным растением садов и парков стал бразильский шалфей блестящий с ярко-красной чашечкой и венчиком. Мексиканский вид *шалфей наркотический* (S. divinorum) содержит вещества, обладающие наркотическим действием, что было известно еще древним мексиканцам. В Перу священным цветком считался *шалфей супротивноцветковый* (S. oppositiflora) — кустарник с красными цветками длиной 2,5—3 см.

Из других лекарственных представителей этого подсемейства укажем также *пустырник* (Leonurus cardiaca) — известное сердечное средство, *кадило* (Melittis melissophyllum), *виды зизифоры* (Ziziphora), зайцегуба.

Последнее место в системе Мельхиора занимает подсемейство шлемниковые (Scutellarioideae), наиболее специализированное по строению

цветков. В это подсемейство входят только два рода — большой род *шлемник* (Scutellaria), насчитывающий около 300 видов, распространенный очень широко по земному шару (за исключением Южной Африки), и монотипный род *салазария* (Salazaria), распространенный в США и Мексике.

Более естественной по сравнению с системой Мельхиора является система губоцветных, предложенная в 1967 г. Р. Вундерлих. Она основывается главным образом на строении плодов и пыльцевых зерен, а в последнее время находит подтверждение и данными хемотаксономии. Вундерлих принимает только 6 подсемейств: простантеровые, живучковые, шлемниковые, чистецовые, чаберовые (Saturejoideae) и катофериевые. Подсемейство празиевых Мельхиора она объединяет с чистецовыми, а подсемейства розмариновые и лавандовые — с выделяемым ею из яснотковых (чистецовых) подсемейством чаберовых. Базиликовые Мельхиора также присоединяются Вундерлих к чаберовым, но занимают в этом подсемействе обособленное положение. Несмотря на то что филогенетическая система Вундерлих имеет ряд достоинств, она также, несомненно, подвергнется дальнейшим изменениям.

### СЕМЕЙСТВО БОЛОТНИКОВЫЕ (CALLITRICHACEAE)

На поверхности небольших мелководных водоемов нередко можно видеть розетки мелких эллиптических листьев, заканчивающих собой тонкие и гибкие стебли. Это *болотник болотный* (Callitriche palustris) — наиболее широко распространенный вид единственного рода семейства болотниковых (рис. 217). Болотник нередко называют водяной звездочкой, так как его розетки плавающих листьев действительно напоминают красивую многолучевую звездочку. Как и многие другие виды этого рода, болотник болотный отличается большим полиморфизмом, сильно изменяясь под влиянием различных условий обитания. Наиболее обычная форма растет в воде на глубине до 30—40 см. Стебли его под водой имеют довольно длинные междоузлия и линейные полупрозрачные листья, а у поверхности воды — сближенные междоузлия и значительно более широкие (эллиптические или обратно-яйцевидные) ярко-зеленые плавающие листья, образующие розетку. На более глубоких местах стебли болотника не достигают поверхности воды и несут только подводные листья. В таком виде узнать его нелегко. Но еще более отличается наземная форма болотника болотного. Это карликовое (высотой до 5 см) растеньице с лежачими и укореняющимися в узлах стеблями и очень мелкими, узкоэллиптическими или широколинейными листьями. Наземная форма обычно ведет себя как однолетник, хотя отдельные особи водных форм (особенно более глубоководной) могут существовать по нескольку лет. Представители более высокоспециализированной секции *псевдокаллитрихе* (Pseudocallitriche) имеют только одну, подводную жизненную форму с широколинейными полупрозрачными листьями, как и у других видов рода, всегда супротивными и не имеющими прилистников.

Однополые, но однодомные цветки болотниковых располагаются по одному или по два в пазухах верхних, а нередко и средних листьев на очень коротких, реже более длинных цветоножках. У их основания часто имеются 2 дуговидно согнутых перепончатых прицветничка. Вследствие перехода к опылению с помощью воды или ветра цветки совершенно лишены околоцветника, так хорошо развитого у близких энтомофильных семейств вербеновых и губоцветных. Каждый женский цветок представлен синкарпным гинецеем из 2 плодолистиков с 2 нитевидными столбиками, переходящими в также нитевидные рыльца. Завязь первично двугнездная, но каждое из двух гнезд делится ложной перегородкой еще на 2 части, из которых каждая содержит по одному висячему анатропному семязачатку. Мужской цветок состоит из одной тычинки. В пазухах листьев могут располагаться 1, реже 2 цветка одного пола, а нередко и разных полов (в последнем случае однополые цветки нетрудно принять за один обоеполый цветок).

Пыльцевые зерна болотниковых шаровидные или эллипсоидальные с 3(4)-бороздной или безапертурной оболочкой. У видов, опыляющихся над поверхностью воды или на ней, пыльцевые зерна имеют тонкую экзину со скульптурой из очень мелких бородавочек, а у видов с подводным опылением экзина совершенно отсутствует. Плоды после созревания распадаются на 4 (реже 2 или 3) односемянные доли.

Хотя род болотник насчитывает всего около 20 видов, он, как и многие другие водные и прибрежные растения, распространен очень широко, являясь почти космополитом (табл. 55). Видов этого рода нет только в высоких широтах Арктики, а также в некоторых пустынях и высокогорьях, хотя отдельные виды поднимаются в горы до 3500 м. Болотники встречаются преимущественно в стоячих и медленно текущих водоемах. Болотник *обоеполый* (C. hermaphroditica, рис. 217), как и некоторые другие виды секции псевдокаллитрихе, имеющие только подводную форму, выносит слабо солоноватую воду и нередко в изобилии разрастается на песчаном и илистом дне опресненных реками морских заливов на глубине от 0,3 до 2 м. Другие виды также часто

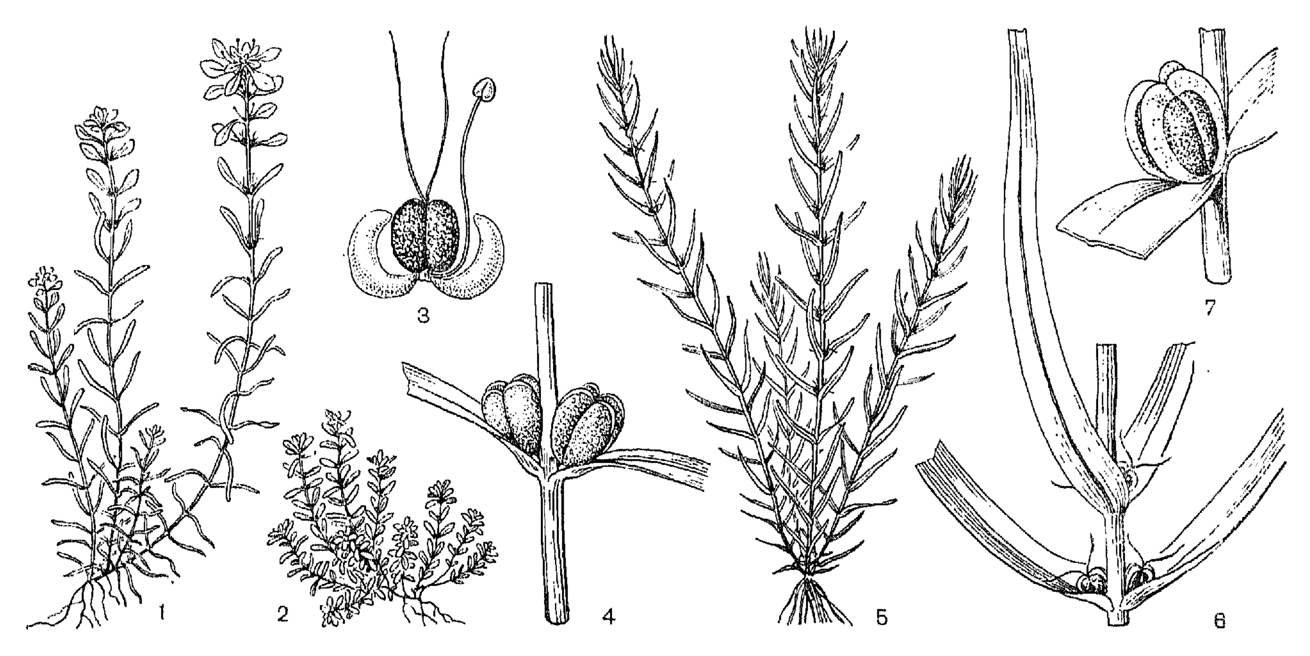



Рис. 217. Болотниковые.

Болотник болотный (Callitriche palustris): *1* — общий вид растения с розетками плавающих листьев; *2* — общий вид наземной формы растения; *3* — мужской и женский цветки с прицветничками; *4* — часть побега с плодами. Болотник обоеполый (C. hermaphroditica): *5* — общий вид; *6* — часть побега с плодами; *7* — плод с частью побега.

встречаются большими группами, заполняя небольшие водоемы.

Карликовые наземные формы болотника болотного и многих других земноводных видов этого рода обычно развиваются на месте быстро пересыхающих водоемов, на так называемых вымочках.

У болотников известны 2 способа опыления: надводный и подводный. У большинства видов пыльники на относительно длинных тычиночных нитях и нитевидные рыльца выступают из воды в средней части розеток плавающих листьев. После вскрывания пыльников пыльцевые зерна отчасти падают на поверхность воды, отчасти рассеиваются ветром и в обоих случаях вполне могут попасть на воспринимающую поверхность рылец. Под водой эти виды, как правило, не образуют цветков, хотя созревание плодов у них обычно происходит уже под поверхностью воды.

У видов с подводным опылением, к которым принадлежат облигатно подводные виды секции псевдокаллитрихе, а также водная форма *болотника крючковатого* (Callitriche hamulata), освобождающиеся из пыльника пыльцевые зерна переносятся потоками воды или длинные нитевидные рыльца непосредственно контактируют со вскрывшимся пыльником. В последнем случае особенно часты случаи опыления женских цветков пыльцой из мужских цветков того же самого побега. При подводном опылении пыльцевые трубки начинают образовываться уже вскоре после выхода пыльцевых зерен в воду, что существенно увеличивает возможность успешных контактов их с рыльцами. Интересно, что у карликовой наземной формы болотника крючковатого опыление также происходит подводно: или во время временного затопления растений водой, или в каплях дождевой воды, задерживающейся в пазухах листьев. Однако наземная форма более широко распространенного болотника болотного размножается апогамно, образуя большое количество плодов без всякого опыления. Ее цветки обычно имеют лишь рудименты гинецея и недоразвитые пыльники без пыльцевых зерен или с немногими сморщенными зернами.

Доли распадающихся плодов болотника распространяются главным образом постоянными или временными водными потоками. Очень часто доли плодов переносятся еще на ногах животных (в том числе птиц) и человека, о чем можно судить уже по частой встречаемости болотника на пониженных участках дорог и тропинок. У *болотника Нафтольского* (C. naftolskyi) и у некоторых других видов с длинными цветоножками отмечена геокарпия: цветоножки после цветения загибаются вниз и сильно удлиняются, погружая созревающие плоды в ил или песок.

## ПОРЯДОК НОРИЧНИКОВЫЕ (SCROPHULARIALES)

### СЕМЕЙСТВО ПАСЛЕНОВЫЕ (SOLANACEAE)

В семействе около 90 родов и не менее 2500 видов, широко распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях, главным образом в Центральной и Южной Америке.

Представители семейства — травы, кустарники или небольшие деревья с очередными (иногда в области соцветия супротивными), простыми листьями. Цветки обычно в пазушных верхоцветных соцветиях, обоеполые, актиноморфные или реже слегка зигоморфные. Чашечка обычно 5-лопастная или 5-раздельная, остающаяся, часто при плодах увеличенная. Венчик от колесовидного до трубчатого, 5-лопастный, редко двугубый. Тычинок обычно 5 или в зигоморфных цветках меньше (4—2); пыльники вскрываются продольно или верхушечными порами. Нектарный диск обычно развит. Гинецей обычно из 2 плодолистиков, редко из 5 плодолистиков, обычно с верхушечным простым столбиком с двулопастным рыльцем; завязь обычно двугнездная (иногда ложно-3 или 5-гнездная) или редко 5-гнездная, обычно с многочисленными семязачатками. Плод — ягода или септицидная коробочка, редко плод распадающийся (рис. 218). Семена с эндоспермом.

Цветки пасленовых опыляются различными насекомыми, а в тропических странах также птицами, а иногда даже млекопитающими.

Семейство пасленовых подразделяют на 2 подсемейства — *ноланoвые* (Nolanoideae) и собственно пасленовые (Solanoideae). Первое нередко рассматривают как самостоятельное семейство ноланoвые (Nolanaceae). Подсемейство ноланoвых относительно более примитивно, чем пасленовые. Оно включает 2 близких рода — *нолана* (Nolana, около 75 видов, распространенных от Перу до Патагонии и на Галапагосских островах) и *алона* (Alona, 5—6 видов в Чили). Это травы или маленькие кустарнички с очередными, цельными, более или менее суккулентными листьями, произрастающие главным образом вдоль морских побережий. Гинецей у них из 5 плодолистиков.

Все остальные роды семейства пасленовых входят в обширное подсемейство пасленовых. Оно, в свою очередь, подразделяется на 5 триб. Самой примитивной трибой считается триба никандровые (Nicandreae), состоящая из одного монотипного рода *никандра* (Nicandra), обитающего в Перу и Боливии. Это однолетняя трава с грубыми ребристыми жестко опушенными стеблями, зубчатыми или лопастными листьями, одиночными цветками, 3—5-гнездной завязью и довольно многосемянной ягодой, заключенной в сильно разрастающуюся при плодах чашечку. *Никандра физалисовидная* (N. physalodes) широко распространилась как сорное растение во многих районах нашей страны на бахчах, виноградниках, по огородам и у дорог, проникнув на Кавказ, в оазисы Средней Азии и на Дальний Восток. Изредка ее разводят с лекарственными целями и как декоративное растение. У никандры имеется интересное приспособление против самоопыления. В эфемерных цветках этого растения рыльце увядает уже в течение часа после опыления и столбик опадает.

Самой большой трибой семейства пасленовых является триба собственно пасленовых (Solaneae), куда входит несколько десятков родов. Завязь у них 2-гнездная, редко многогнездная (например, у томата). Триба, в свою очередь, подразделяется на несколько подтриб, из которых самая примитивная — подтриба дерезовых. Сюда входят деревья, кустарники или травы. Наиболее известный и самый крупный род *дереза* (Lycium) заключает около 100 видов листопадных или вечнозеленых прямостоячих или вьющихся, обычно колючих кустарников, распространенных в тропических, субтропических и отчасти умеренных областях, главным образом в Южной Америке. В нашей стране 7 видов в пустынях, полупустынях и степях на юго-востоке европейской части, на Кавказе и в Средней Азии. Некоторые виды разводят для изгородей и как декоративные.

К подтрибе дерезовых относится и такой широко известный род, как красавка, или *атропа* (Atropa), состоящий из 4 видов, распространенных от Европы и Средиземноморья до Индии. Наиболее известна *красавка обыкновенная*, или *белладонна* (A. bella-donna, табл. 56),— многолетнее травянистое растение с высоким стеблем, цветками большей частью с буро-фиолетовым или грязно-пурпуровым (иногда желтым) венчиком и многосемянной черной (иногда желтой) блестящей ягодой. Белладонна — ценное лекарственное растение, введенное в культуру. Все части растения содержат алкалоиды (атропин, гиосциамин и др.) и ядовиты. Привлекательные на вид ягоды красавки иногда являются причиной отравления детей.

В трибе пасленовых отдельную подтрибу составляют также роды *скополия* (Scopolia) и *белена* (Hyoscyamus). Крупные многолетние травы с утолщенным корневищем. Из 6 видов скополии, распространенных от Средней и Южной Европы до Индии, Тибета и Японии, в нашей стране в дикорастущем состоянии обитает лишь один вид — *скополия карниолийская* (S. carnio-

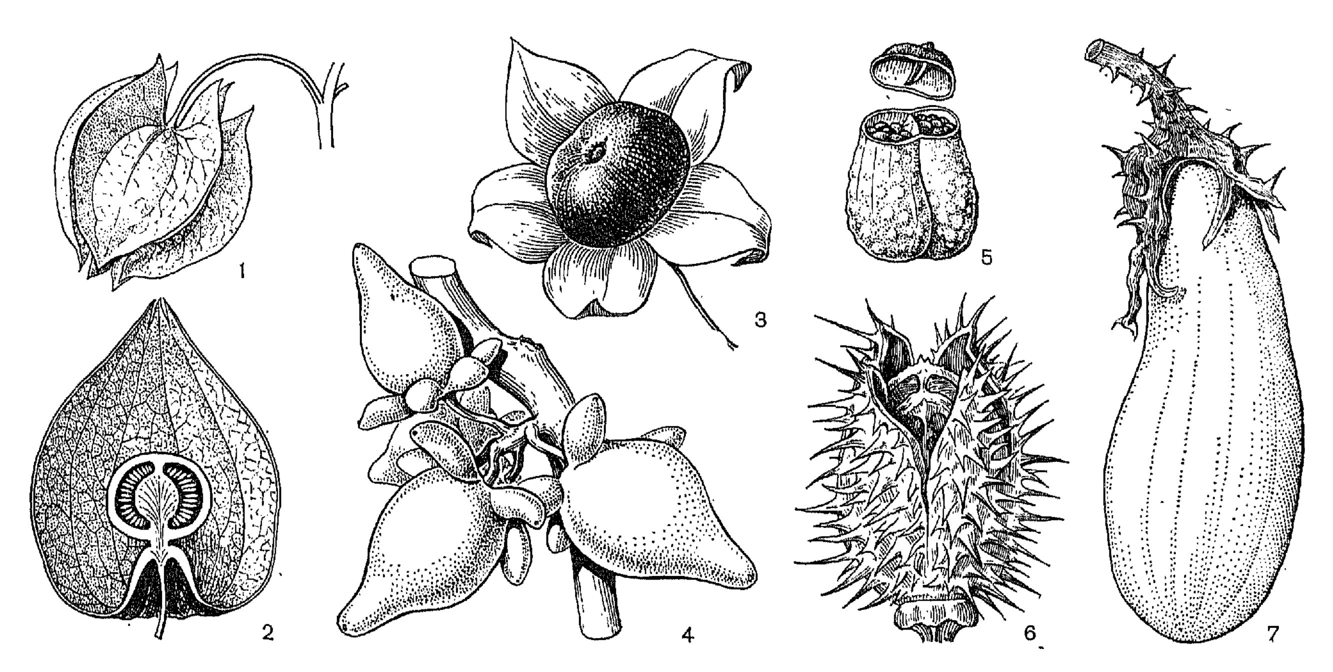



Рис. 218. Типы плодов пасленовых:

*1* — никандра физалисовидная (Nicandra physalodes), ягода в пузыревидной крылатой чашечке; *2* — физалис обыкновенный (Physalis alkekengi), продольный разрез ягоды в пузыревидной некрылатой чашечке; *3* — красавка обыкновенная (Atropa bella-donna), ягода; *4* — паслен сосочковый (Solanum mammosum), ягода с выростами; *5* — белена черная (Hyoscyamus niger), коробочка с открывающейся крышечкой; *6* — дурман обыкновенный (Datura stramonium), коробочка, раскрывающаяся створками; *7* — баклажан (Solanum melongena), ягода.

lica) в широколиственных лесах на западе европейской части и на Кавказе. Во всех частях, но главным образом в корневище и корнях содержит алкалоиды гиосциамин и скополамин. Другие виды — *скополия светло-желтая* (S. lurida), обитающая в Гималаях, и *скополия тангутская* (S. tangutica), произрастающая в Тибете, содержат, кроме того, алкалоид атропин. Все 3 вида возделывают как ценные лекарственные растения.

В роде белена (Hyoscyamus) около 20 видов, произрастающих на Канарских островах, в Европе, Северной Африке (до центральной части), Западной и Средней Азии. В СССР — 8 видов, из которых наибольшее значение имеет *белена черная* (H. niger), которую в европейской части СССР заготавливают как лекарственное сырье. Введена в культуру. Белена содержит алкалоиды гиосциамин, скополамин, атропин и некоторые другие. Семена этой белены по форме и цвету сходны с семенами мака и в примеси к нему вызывают отравление. Опыление у белены перекрестное. Размеры его грязно-желтых, воронковидных венчиков, обладающих фиолетовыми пятнами, указывающими дорогу к нектару, как раз соответствуют размерам более крупных шмелей. Перекрестное опыление обеспечивается тем, что рыльце расположено выше пыльников.

Подтриба пасленовых занимает центральное положение в одноименной трибе семейства. Здесь нужно прежде всего упомянуть довольно большой род *физалис* (Physalis), около 100 видов которого широко распространены в тропических, субтропических и отчасти умеренных областях, преимущественно в тропической Америке. Физалисы характеризуются очень крупной пузыревидно вздутой при плодах, красной или оранжевой чашечкой. У *физалиса обыкновенного* (P. alkekengi) чашечка при плодах особенно велика и ярка, поэтому это растение пользуется большой популярностью как декоративное. Плоды некоторых видов, как физалиса обыкновенного и *физалиса перуанского* (P. peruviana), вполне съедобны и отличаются своеобразным и приятным вкусом.

К трибе пасленовых относится также и такое общеизвестное культурное растение, как *овощной перец* (Capsicum annuum). В ботанической литературе число видов рода капсикум колеблется от 20 до 50. К сожалению, систематика этого рода находится в таком хаотическом состоянии, что число его видов невозможно определить. Виды капсикума (в литературе обычно называемого «овощным перцем», хотя далеко не все его виды овощные растения) дико произрастают в Центральной и Южной Америке и на Галапагосских островах, а также на полуостро-

ве Флорида. Это небольшие кустарники, полукустарники или многолетние травы (в культуре обычно используемые как однолетние) с многосемянными красными, оранжевыми или желтыми, иногда беловатыми или коричневатыми плодами различной формы. В тропических странах широко культивируют несколько видов капсикума, из которых обыкновенный *овощной перец*, или *паприка* (C. annuum), выращивают как однолетнее растение в странах с умеренным и субтропическим климатом; в нашей стране — на Украине, в Молдавии, на Кавказе и в Средней Азии. Его исходная дикорастущая многолетняя разновидность распространена на полуострове Флорида, в Вест-Индии, Мексике, Центральной Америке и Колумбии. Острота вкуса плодов рода капсикум зависит от фенольного летучего вещества капсаицина. Особенно высоким является содержание капсаицина в плодах *капсикума кустарникового* (C. frutescens), точное место происхождения которого остается неизвестным. Приправа, получаемая из плодов этого вида, известна под названием соуса табаско. Капсикум кустарниковый возделывают в Центральной Америке, Мексике и в южных областях США. Плоды видов рода капсикум широко использовали в Америке еще ацтеки, которые повседневно сдабривали пищу мелко истолченными сухими плодами. Колумб после первого же путешествия привез капсикум из Вест-Индии. В России первое упоминание об овощном перце содержится в рукописи «Благопрохладный цветок, или Травник» (1616).

Но, безусловно, самым важным для человека является самый большой в семействе род *паслен* (Solanum), насчитывающий около 1700 видов, т. е. больше половины видового состава всего семейства. Он широко распространен в тропических, субтропических и умеренных областях обоих полушарий, но главным образом в Южной Америке. Это многолетние, реже однолетние травы, полукустарники с прямостоячими или вьющимися стеблями, иногда небольшие деревья. Плод 2-гнездная многосемянная ягода. В нашей стране около 20 дикорастущих видов паслена. В их числе *паслен сладко-горький* (S. dulcamara) — лазящий полукустарник, большей частью с лиловыми цветками и ярко-красными ягодами. Встречается почти по всей европейской части и на юге Западной Сибири. Другой, еще более распространенный у нас вид,— это *паслен черный* (S. nigrum) — однолетник с белыми цветками и черными (редко зелеными) ягодами, который растет как сорняк в огородах и садах и на сорных местах. Оба вида содержат алкалоид соланин и поэтому ядовиты и вызывают отравление у человека и домашних животных. К роду паслен относится ряд важнейших для человека культурных растений. Первое место среди них занимает картофель (от немецкого слова Kartoffel). В культуре известно в основном 2 близких вида — *картофель андийский* (S. andigena), издавна возделываемый на территории Колумбии, Эквадора, Перу, Боливии и Северо-Западной Аргентины, и наш обыкновенный *картофель клубненосный* (S. tuberosum), называемый также чилийским. Родина его — Средний Чили и прилегающие острова (включая остров Чилоэ). Этот вид получил очень широкое распространение в странах с умеренным климатом. Местное население горных районов Южной Америки выращивает также и некоторые другие виды. Все виды картофеля относятся к секции тубераpиум (Tuberarium) рода паслен, насчитывающей вместе с дикими клубненосными видами около 200 видов, произрастающих преимущественно в Южной и Центральной Америке. Культурные виды картофеля размножаются клубнями (в селекционной работе также семенами). Введение картофеля в культуру (сначала путем эксплуатации диких зарослей) началось примерно 14 тыс. лет назад индейцами Южной Америки. В Европу (Испанию) картофель впервые был ввезен около 1565 г., откуда распространился по другим странам. В Россию картофель впервые попал в XVII в., но начало широкой культуре картофеля положил указ Сената в 1765 г. и завоз из-за границы партии семенного картофеля, разосланного по стране.

Интересен процесс опыления у картофеля. Пять его тычинок, сложенных вместе в конус, плотно прилегают к торчащему выше их столбику, головчатое рыльце которого несколько наклонено вниз. Пыльники при сотрясении высыпают небольшое количество пыльцы. При посещении цветка насекомые сначала задевают наклоненное вниз рыльце, и если на них уже была пыльца от другого цветка, то опыляют его. Но так как цветки картофеля посещают лишь сравнительно немногие насекомые, то обычно происходит самоопыление. Самоопыление это совершается благодаря тому, что рыльце выпрямляется и становится как раз на ту линию, по которой опадает пыльца.

Другим очень важным культурным представителем рода паслен является *баклажан*, или *бадриджан* (S. melongena). Это многолетнее травянистое растение с высоким стеблем, крупными листьями, фиолетовыми цветками и более или менее округлыми, грушевидными или цилиндрическими плодами. Плоды желтые, с коричневыми полосами, белые, зеленые или фиолетовые. Плоды баклажана жарят, тушат, маринуют, из них готовят баклажанную икру, соте и пр. В диком виде баклажан произрастает в Индии и Бирме. Баклажан впервые был

введен в культуру в Индии, откуда его культура распространилась в другие страны, в частности в Китай. Еще за 500 лет до нашей эры в Китае культивировалась мелкоплодная форма баклажана.

Из культивируемых пасленов следует упомянуть еще *наранхиллу* (naranjilla), или *лало* (Solanum quitoense), «золотой плод Анд». Специалисты считают, что наранхилла имеет большую будущность, хотя в настоящее время мало кто знает об этом замечательном растении за пределами Колумбии и Эквадора. Это исключительно вкусный десертный плод, который используют также для приготовления желе, джема и и других целей. Свежевыжатый сок этих плодов используют в Эквадоре и Колумбии для приготовления «сорбета» (sorbete) — зеленого, пенящегося напитка с привлекательным кисло-сладким вкусом ананаса и клубники. В Панаме, Гватемале и Коста-Рике, где это растение было интродуцировано, свежий сок превращают в замороженный концентрат. Растение представляет собой кустарник высотой 1—2 м, с опушенными листьями и округлыми, желто-оранжевыми плодами, покрытыми легко удаляемыми белыми волосками. В благоприятных условиях растение плодоносит в течение всего года.

Среди видов обширного рода паслен есть целый ряд других культурных представителей.

К роду паслен очень близко стоит и многими ботаниками объединяется с ним *томат*, или *помидор* (Lycopersicon esculentum), культивируемый во множестве сортов во всех частях света. В роде томат около 7 видов, обитающих на Тихоокеанском побережье Южной Америки (Колумбия, Эквадор, Перу и Чили) и на Галапагосских островах. На местном языке науатль это растение называется томати (tomati), но при его интродукции в XVI в. в Испанию, Португалию его стали называть «золотым яблоком» (pomo d'oro — отсюда «помидор»).

В обширную трибу пасленовых, но в качестве отдельной подтрибы входят южноамериканский род *цифомандра* (Cyphomandra) и средиземноморско-азиатский род *мандрагора* (Mandragora). В роде мандрагора около 6 видов, распространенных от Пиренейского полуострова до Восточных Гималаев и Тибета. Большинство видов мандрагоры представляют собой многолетние травы, почти всегда бесстебельные, с очень крупными листьями в розетке, достигающей в диаметре 1—2 м и более. Мясистые, богатые крахмалом корни мандрагор обладают своеобразным ветвлением: подчас корень дает два вертикальных отростка и несколько напоминает фигуру человека. Из-за этой своей особенности мандрагора с древнейших времен овеяна легендами, приписывающими ей магическую силу. Кроме того, она содержит алкалоид гиосциамин и в средние века считалась одним из ценнейших лекарственных снадобий.

В Западном Копетдаге, в Туркменской ССР, был открыт новый вид — *мандрагора туркменская* (M. turcomanica). Здесь вегетация этого растения начинается с осени, с началом сезона дождей, когда оно развивает розетку крупных листьев. Цветение в условиях теплых зим Западного Копетдага происходит в начале ноября и продолжается до середины апреля. Опыляются цветки различными насекомыми. Созревание плодов наблюдается с мая до конца июня. С наступлением жаркого сухого периода растение как бы замирает и сбрасывает засохшие листья. Зрелые плоды мандрагоры туркменской крупные (диаметром до 5—6 см), оранжевые, ароматные и вполне съедобные.

В отличие от бесстебельных средиземноморских видов мандрагоры гималайско-тибетская *мандрагора стеблевая* (M. caulescens) имеет развитый стебель и более мелкие листья. В то же время ближайший родственный ей вид — *мандрагора тибетская* (M. tibetica) — представляет собой мелкое плотнорозеточное растение. Как можно предположить, в данном случае приспособительная эволюция шла по пути фиксации ювенильной фазы вегетативной сферы.

Далее в системе подсемейства пасленовых следуют небольшая триба дурмановых (Datureae), характеризующаяся тем, что в результате развития двух ложных перегородок, разделяющих каждую из двух плацент первоначально двугнездной завязи, завязь становится как бы четырехгнездной. Плод у дурмановых — коробочка или ягода. Наиболее известным представителем этой трибы является род *дурман* (Datura), насчитывающий около 10 видов многолетних или однолетних трав, обитающих в тропических и тепло-умеренных странах, главным образом в тропической Америке. Цветки у видов дурмана крупные, с белым воронковидным венчиком длиной от 6 до 20 см и более. Все они отличаются крупными длиннотрубчатыми цветками с дурманящим запахом и опыляются преимущественно длиннохоботковыми ночными бабочками, которые отовсюду летят на запах дурмана, пренебрегая другими растениями. В процессе эволюции удлинение трубки венчика у многих представителей рода шло параллельно с увеличением длины хоботка некоторых бабочек бражников (Sphingidae). В результате возникли виды дурмана, которые могут опыляться лишь определенными видами бражников, попадая в полную от них зависимость. Плоды дурманов — оригинальные шиповатые коробочки, раскрывающиеся четырьмя створками. Эти ядовитые растения содержат ряд алкалоидов и

находят применение в фармакопее, а как анастезирующие были известны еще древним перуанцам. Местами виды дурмана культивируют в качестве декоративных. У нас в стране наиболее широко известен однолетний *дурман обыкновенный*, или *вонючий* (D. stramonium), встречающийся как рудеральное растение на пустырях, огородах, у изгородей и строений почти по всей европейской части СССР. Возделывается как лекарственное растение на юге Украины и в Краснодарском крае. Все части растения содержат ядовитые алкалоиды (гиосциамин, скополамин, атропин и др.). В южных районах СССР культивируются *дурман безвредный* (D. innoxia) родом из Америки и *дурман индийский* (D. metel) родом из Юго-Западного Китая, незрелые плоды которых содержат скополамин.

К дурману очень близок и нередко объединяется с ним южноамериканский род *бругмансия* (Brugmansia, табл. 56), состоящий из 5 видов кустарников или небольших деревьев с очень крупными длиной до 30 см кожистыми листьями. Огромные яркие трубчатые цветки, висящие на длинных цветоножках, утром раскрываются, а днем, в жару, снова захлопываются, что в полной мере используют для себя виды дрозофилы. Мушки собираются в венчике сразу после его раскрывания. Несмотря на то что дрозофилы находятся в цветке поблизости от пыльников, они, по-видимому, участия в опылении не принимают. По истечении нескольких дней венчик цветка, населенного мушками, опадает и вместе с ним падают на землю подросшие личинки дрозофил, продолжая питаться оставшейся в венчике пыльцой. Вероятно, плодовые мушки завершают свой жизненный цикл вместе с цветком приютившей их особи. Г. Карсон, который наблюдал определенные виды дрозофил, поселяющиеся в цветках *бругмансии белоснежной* (B. candida), считает, что эти виды плодовой мушки могут существовать только в сожительстве с бругмансией. Опыляются цветки более крупными насекомыми, способными проникать в цветок снизу вверх. Удлиненные мягкие или несколько деревянистые нераскрывающиеся плоды бругмансий содержат крупные клиновидные семена. В качестве декоративного растения широко известен «древовидный дурман», представляющий собой гибрид между бругмансией белоснежной и *бругмансией древесной* (B. arborea, табл. 56).

Из других представителей трибы следует отметить чрезвычайно интересный род *соландра* (Solandra), около 10 видов которого распространены в тропической Америке. Большинство соландр представляет собой длинно- и толстостебельные лианы, обитающие в тропических горных лесах и обвивающие крупные деревья. Взбираясь по их стволам на большую высоту, лиана распластывает на верхушке кроны дерева простые цельнокрайние кожистые листья и подставляет солнцу крупные красивые, слегка зигоморфные колокольчатые цветки на толстых цветоножках. Многосемянные ягоды растений, свободно охваченные разросшейся яркой чашечкой, хорошо заметны сверху на поверхности кроны дерева-хозяина и поэтому охотно поедаются птицами, которые и разносят на дальние расстояния их почковидные мелкие семена.

Некоторые особи соландры в преклонном возрасте почти или совершенно теряют связь с почвой, продолжая функционировать как полуэпифиты или как настоящие эпифиты. Наиболее красиво цветущие виды рода культивируют в тропических садах и оранжереях как декоративные. Особенно популярна *соландра крупноцветковая* (S. grandiflora), оплетающая живым ковром заборы и стены домов.

Интересно, что опыление некоторых представителей трибы дурмановых осуществляется не только различными насекомыми, но также и летучими мышами. Это прослежено для рода *трианея* (Trianaea), 3 вида которого распространены в горных лесах Северных Анд. У этих растений довольно крупные цветки располагаются на концах длинных висячих ветвей и выделяют обильный нектар. Цветки раскрываются вечером, испуская резкий неприятный запах, привлекающий летучих мышей.

Триба цестровых (Cestreae) получила наименование по наиболее заметному роду *цеструм* (Cestrum, табл. 56), объединяющему около 150 видов, обитающих в тропических и субтропических областях Америки. Это кустарники или небольшие деревья с цельными, большей частью узкими, часто опушенными листьями. Их цветки, собранные в верхушечные или пазушные соцветия с маленькой чашечкой и длинным воронковидным или трубчатым венчиком, открываются в основном по ночам, издавая сильный запах. Особенно отличается этим *цеструм ночной* (C. nocturnum), названный у себя на родине «ночным жасмином». Этот кустарник, повсеместно выращиваемый в тропических садах, образует огромное количество мелких зеленовато-белых до кремовых цветков, которые по ночам испускают очень приятный и сильный аромат, привлекая к себе ночных насекомых-опылителей. Л. Оверланд (1960), изучая механизм открывания и закрывания цветков «ночного жасмина», пришел к выводу, что вещества, обусловливающие их сильный ночной запах, локализованы в паренхимных клетках верхушки лепестка. Возникновение запаха является результатом не наступления темноты, как можно было бы предполагать, а следствием внутреннего ритма растения, не зависящего от внешних условий. Открывание и закрывание

молодых цветков в течение суток синхронизируется с циклом появления и исчезновения запаха: широко открытые (по ночам) цветки пахнут, закрытые (днем) — не пахнут. Со старением цветка цикличность постепенно сбивается; совсем же старые, уже оплодотворенные цветки и не пахнут, и не закрываются. Некоторые виды цеструма, как *цеструм полевой* (C. campestre), опыляются колибри. Плоды цеструмов — продолговатые ягоды.

К данной трибе принадлежит также и род *табак*, или *никотиана* (Nicotiana), насчитывающий 66 видов, из которых 45 обитают во внетропических частях Америки, а 21 вид приурочен к Австралии и Полинезии.

Это в основном однолетние травы, изредка многолетние травянистые растения, но встречаются также кустарники. Цветки с трубчатым воронковидным или колокольчатым крупным венчиком. В опылении табака в Америке участвуют колибри. Плод — яйцевидная, 2—4-створчатая коробочка, наполненная многочисленными мелкими сетчато-точечными семенами. Растения с тяжелым неприятным запахом. Многие виды рода содержат никотин и другие токсичные алкалоиды. Во всех странах, где обитают дикорастущие табаки, неоднократно наблюдались случаи отравления их листьями и молодыми побегами домашних животных.

В культуре наиболее известны *табак настоящий* (N. tabacum) и *табак махорка* (N. rustica). Листья махорки используют не только для курения, но они также являются основным сырьем для получения лимонной кислоты, никотина и никотиновых медицинских препаратов — никотиновой кислоты (витамин PP), никотин-сульфата, который эффективно применяют для борьбы с сельскохозяйственными вредителями. Табак выращивали в Америке задолго до открытия ее европейцами. В Европу табак завезли в конце XV и в первой половине XVI в. и сначала выращивали как декоративное и лекарственное растение.

К табакам близок род *петуния* (Petunia), представленный около 30 южноамериканскими видами; некоторые из них повсеместно культивируются как декоративные. У нас наиболее известна *петуния гибридная* (P. hybrida).

Крайне своеобразен относящийся к цеструмовым род *маркея* (Markea), 18 видов которого обитают по преимуществу в лесах тропической Америки — от бассейна реки Амазонки до Мексики. Некоторые виды маркеи представляют собой лианы с длинными изящными стеблями и простыми цельнокрайними листьями, собранными в пучки на концах веточек. Обвиваясь вокруг опоры, стебли маркеи вползают по деревьям все выше и выше, образуя в верхней части кроны дерева-хозяина терминальные соцветия с бархатистыми короткотрубчатыми актиноморфными, часто пурпурно-зелеными цветками. С. Фогель в 1958 г. проследил, что цветки некоторых видов маркеи, такие, как *маркея дресслери* (M. dressleri), закрыты в дневное время и открываются только по ночам, привлекая своим запахом местных лесных крыс, которые и являются основными опылителями этих растений. Другие виды рода ведут эпифитный образ жизни, что особенно характерно для *маркеи курчавой* (M. ulei). Этот мелкий кустарник с малозаметными невзрачными цветками встречается в густых зрелых лесах от Панамы до Перу. Его особи способны поселяться как в тенистой кроне дерева, так и на верху кроны, под открытым палящим солнцем. Тонкие воздушные корни эпифитных растений, покрытые рыхлой оболочкой, а также водопроницаемые молодые стебли и листья интенсивно впитывают в себя из воздуха и влагу, и кислород, и углекислый газ, и даже минеральные вещества, которые попадают в воздух вместе с мельчайшими частицами почвы. Эпифиты усиленно развиваются в сезоны дождей, накапливая в своих рыхлых тканях воду, которую используют затем в засушливое время года. Этими своеобразными сосудами влаги и питательных веществ испокон веков пользуются муравьи, устраивая внутри стеблей некоторых видов маркеи долгосрочные убежища. Симбиоз с муравьями выгоден и кустарнику, поскольку муравьи не только защищают свой живой дом от насекомых-вредителей и других внешних врагов, но также приносят на субстрат вместе с экскрементами питательные вещества для растения.

Очень близок к роду маркея как в систематическом отношении, так и по образу жизни род *хуапуллоа* (Juanulloa). Растения, принадлежащие к этому роду, отличаются от видов рода маркея своими узкими трубчатыми опушенными цветками. Среди 12 видов хуапуллоа, распространенных от Мексики до Боливии, имеются не только эпифиты, но даже и полупаразиты, живущие на деревьях. Обладая вполне развитыми и нормально функционирующими зелеными листьями, полупаразитные растения образуют гаустории, которые постепенно проникают в древесину молодых ветвей дерева-хозяина, высасывая из сосудов воду с растворенными в ней минеральными солями.

Наиболее подвинутой трибой семейства является триба сальпиглоссовых (Salpiglossideae). Растения, принадлежащие к ней, часто обладают зигоморфными цветками с 2—4 фертильными тычинками и септицидными раскрывающимися плодами типа коробочки с одревесневшей наружной эпидермой.

Одним из примечательных родов трибы является *схизантус* (Schizanthus) — эндемичный

Рис. 219. Схизантус перистый (Schizanthus pinnatus): *1* — соцветие; *2* — лист; *3* — цветок; *4* — момент рассеивания пыльцы.

чилийский род, насчитывающий около 10 видов. От остальных пасленовых он отличается ясно выраженной двугубостью крайне зигоморфного венчика. Из 5 тычинок только 2 фертильные, 2 превращены в стаминодии, а пятая очень редуцирована. Интересен механизм опыления цветков: две фертильные тычинки располагаются внутри губы, образованной двумя нижними лопастями венчика. Когда пчела или бабочка опускается на эту губу, пыльники энергично взрываются, выстреливая пыльцу в воздух. Некоторые из пыльцевых зерен обычно попадают на насекомое, которое переносит их к другому цветку. Некоторые виды этого рода издавна культивируют как декоративные. Особенно популярен *схизантус перистый* (S. pinnatus, рис. 219) — многолетнее железисто опушенное растение с ажурными листьями и многочисленными пестроокрашенными цветками, называемый «цветок-бабочка» или «орхидея бедняков». В культуре выведен целый ряд форм, отличающихся окраской лепестков.

Другой, заслуживающий внимания род сальпиглоссовых — *брунфельсия* (Brunfelsia) — состоит из 40 видов, произрастающих в тропической Америке. Это широко распространенные в тропической зоне декоративные деревья или кустарники, цветущие в сезон дождей и названные поэтому «дождевыми деревьями». Листья брунфельсии цельнокрайние, кожистые, расположенные чаще на концах веточек, иногда собранные в пучки. Цветки слегка зигоморфные, синие, пурпурные или белые, с 4 фертильными тычинками. С возрастом цветки меняют окраску, как у бурачниковых. Плоды большинства видов — сочные или кожистые ягоды, окруженные слегка разросшейся чашечкой и содержащие крупные призматические семена с мясистым эндоспермом. Некоторые из видов весьма декоративны.

Род *сальпиглоссис* (Salpiglossis), давший название трибе, в количестве 5 видов обитает в Южной Америке. *Сальпиглоссис выемчатый* (S. sinuata) встречается как декоративное в культуре.

## СЕМЕЙСТВО БУДЛЕЕВЫЕ (BUDDLEJACEAE)

Семейство будлеевых (10 родов и около 170 видов) распространено в тропических и субтропических странах обоих полушарий. Наиболее крупный род *будлея* (Buddleja), названный в честь английского ботаника Адама Будла (1660—1715), включает около 100 видов, распространенных в Азии, Африке и Америке. Остальные роды, иногда включаемые в будлею, олиготипны и монотипны и ограничены в распространении.

Обычно будлеевые входят в состав кустарниковых зарослей по берегам рек и на опушках лесов. Многие будлеи растут в мезофильных лесах, иногда поднимаются в горы до высоты 2000—3500 м, но некоторые виды встречаются в пустынных и полупустынных районах, например на юге Африки, в Мексике и на юго-западе США. Здесь будлеи маленькие кустарники, в высоту не достигающие 1 м и часто размножающиеся побегами от корневища. Большинство других будлеевых — более крупные кустарники или небольшие деревья, реже высокие деревья, достигающие 20—30 м, крепкие деревянистые лианы, редко встречаются и полукустарники (например, некоторые виды будлеи). Листья супротивные, мутовчатые, редко очередные, цельные, зубчатые или лопастные. Для будлеевых характерно опушение из звездчатых (плоских или на ножке) или канделябровидных волосков, густо покрывающих нижнюю сторону листа, побеги, чашечки цветков, а иногда и наружную сторону венчика. Цветки одиночные или в различного рода верхоцветных или бокоцветных соцветиях, обоеполые, актиноморфные или слабозигоморфные: чашечка 4-лопастная, венчик трубчатый, 4-лопастный, редко 5-лопастный (сананго — Sanango), обычно черепитчатый, тычинок 4, прикрепленных к трубке венчика; гинецей из 2 плодолистиков, с головчатым или коротко-2-лопастным рыльцем; завязь верхняя или редко полунижняя, 2-гнездная, очень редко 4-гнездная (аденоплея — Adenoplea) с многочисленными семязачатками на толстых

плацентах. Плод обычно коробочка, редко костянка или ягода (никодемия — Nicodemia). Семена многочисленные, часто крылатые.

Будлеевые — насекомоопыляемые растения. Насекомых привлекает нектар, выделяемый на дне их ярко окрашенного венчика. У будлей цветки распускаются летом на побегах этого года, но некоторые цветут весной до появления листьев (*будлея тибетская* — B. tibetica), и лишь немногие, в их числе *будлея Делавэ* (B. delavayi), цветут с ранней весны до поздней осени. В солнечные дни на цветках будлей можно встретить множество сидящих бабочек, и поэтому во многих странах они известны под названием «куст бабочек». Бабочек привлекает резкий сладкий запах, исходящий из цветка, и обильный нектар на дне длинной и узкой трубки, доступный лишь их хоботку. *Хилиантус древовидный* (C. arboreus), имеющий короткую трубку венчика, опыляется жуками и мухами.

Ягоды и костянки будлеевых расселяются птицами и животными. Семена, освобождающиеся из сухих плодов, распространяются воздушными потоками. У будлеи коробочка растрескивается по средней жилке, обнажая центральную плаценту и освобождая множество очень мелких шаровидных или удлиненных семян. Часто семена имеют тонкие прозрачные крылья-летучки, постепенно суженные к концам, так что семя в целом имеет веретеновидную форму и легко подхватывается ветром.

Применение будлеевых разнообразно. Виды будлей в цветущем состоянии очень декоративны благодаря множеству мелких желтых, оранжевых, белых или пурпуровых цветков, собранных в кистевидные или головчатые соцветия, поэтому большинство будлей являются прекрасными оранжерейными и садовыми растениями. В СССР на Южном берегу Крыма и на Черноморском побережье Кавказа культивируют около 10 видов будлей.

### СЕМЕЙСТВО НОРИЧНИКОВЫЕ (SCROPHULARIACEAE)

Норичниковые занимают как бы центральное положение в порядке того же названия (Scrophulariales) не только потому, что это семейство крупнейшее по числу видов, но и потому, что оно показывает, настолько близкое родство со многими другими семействами порядка, что границу между ними и отдельными группами норичниковых установить часто очень трудно. Как и во многих других, преимущественно внетропических семействах цветковых растений, среди норичниковых значительно преобладают многолетние и однолетние травы, а кустарников и кустарничков в нем сравнительно мало.

Вьющиеся стебли имеет мексиканская травянистая лиана *родохитон темно-красный* (Rhodochiton atrosanguineus). Черешки листьев и цветоножки мексиканских лиан из рода *маурандия* (Maurandya) обладают способностью, подобно усикам, закручиваться вокруг ветвей соседних деревьев и кустарников (рис. 220).

Кустарниковые норичниковые редко достигают большой высоты и обычно имеют облик кустарничков. Среди последних имеются вересковидные (эрикоидные) жизненные формы, ветви которых покрыты очень мелкими прижатыми к ним листьями, иногда напоминая ветви кипариса или подобных ему хвойных, например новозеландская *хебе кипарисовидная* (Hebe cupressoides). У *коровяка колючего* (Verbascum spinosum) с острова Крит конечные веточки растопыренно-разветвленных ветвей превращены в колючки.

Травянистые норичниковые отличаются особенно большим разнообразием жизненных форм. Однолетники составляют около 30% всех видов, причем некоторые из них, например многие виды *очанки* (Euphrasia), имеют высоту в несколько сантиметров. Из многолетников-ксерофитов можно отметить распространенную в степях и полупустынях Евразии *додартию восточную* (Dodartia orientalis). Ее листья быстро опадают, и во время цветения все растение имеет своеобразный прутьевидный облик. Имеется несколько гидрофильных видов, к которым принадлежит, в частности, разводимая в аквариумах *лимнофила разнолистная* (Limnophila heterophylla). Этому виду свойственна характерная для многих водных растений разнолистность: подводные листья рассечены на линейные или нитевидные доли, а возвышающиеся над водой — цельные, зубчатые. Карликовое бесстебельное норичниковое *лужайник водяной* (Limosella aquatica) может развиваться как на дне неглубоких водоемов под водой, так и на влажных местах вне воды (рис. 221).

Крайне своеобразно другое «земноводное» норичниковое — *хамегигас неустрашимый* (Chamaegigas intrepidus), обитающий в небольших западинках с песчаным или каменистым дном на пологих склонах гранитных гор в Юго-Западной Африке. В сухое время года (часто более 10 месяцев) эти места прогреваются более чем до +50 °С. В это время от особей хамегигаса остаются лишь совершенно высохшие розетки видоизмененных листьев пирамидальной формы (см. рис. 220). После выпадения дождей, когда вода заполняет западинки, эти листья быстро набухают, а затем в течение немногих дней из розеток вырастают удлиненные побеги с розетками широкоэллиптических

плавающих листьев и цветками в их пазухах. Но вот временный водоем начинает пересыхать, и от хамегигаса вновь остаются лишь видоизмененные прикорневые листья с запасами питательных веществ для быстрого развития в следующий дождливый сезон.

Многие норичниковые имеют приспособления для вегетативного размножения: длинные разветвленные корневища (например, у *аврана лекарственного* — Gratiola officinalis), стелющиеся и укореняющиеся в узлах надземные побеги (у *цимбаларии постенной* — Cymbalaria muralis), корневые отпрыски (у *льнянки обыкновенной* — Linaria vulgaris, табл. 57). У лужайника из пазух листьев розетки образуются длинные побеги, подобные усам земляники и несущие на верхушке молодые розетки листьев.

Очень интересно, что в семействе норичниковых можно видеть переход от обычных, автотрофных растений к полупаразитам, а затем и к высокоспециализированным полным паразитам. К паразитирующим на корнях других растений, по-видимому, принадлежат все представители триб жерардиевых (Gerardieae) и погремковых (Rhinantheae). Значительное большинство их — полупаразиты, имеющие зеленые листья и обладающие способностью к фотосинтезу. Из корней других растений они получают лишь воду и растворенные в ней вещества с помощью корневых присосок — гаусториев. Некоторые из них, например виды *зубчатки* (Odontites), имеют на корнях корневые волоски и способны развиваться при отсутствии других растений, хотя в этом случае развиваются лишь очень слабые особи. Проростки видов из многих других родов полупаразитных норичниковых при отсутствии растений-хозяев дальше не развиваются и погибают. Как правило, хозяевами полупаразитов могут быть виды из самых различных семейств, хотя некоторых видов они явно избегают, например калужницу болотную (Caltha palustris). Довольно часто гаустории образуются при соприкосновении корней разных особей одного и того же полупаразита и даже разных корней одной и той же особи.

К более высокоспециализированным полупаразитам принадлежит распространенная на горных лугах Европы *тоцция* (Tozzia). Дальнейшее развитие ее зародыша имеет место только после соприкосновения зародышевого корня с корнем растения-хозяина и образования на нем гаустория. Сначала тоцция ведет себя как полный паразит, формируя под землей довольно толстое корневище, покрытое мясистыми чешуями — видоизмененными листьями, накапливающими в себе запасы питательных веществ. Затем образуется надземный побег с развитыми фотосинтезирующими листьями и цветками.

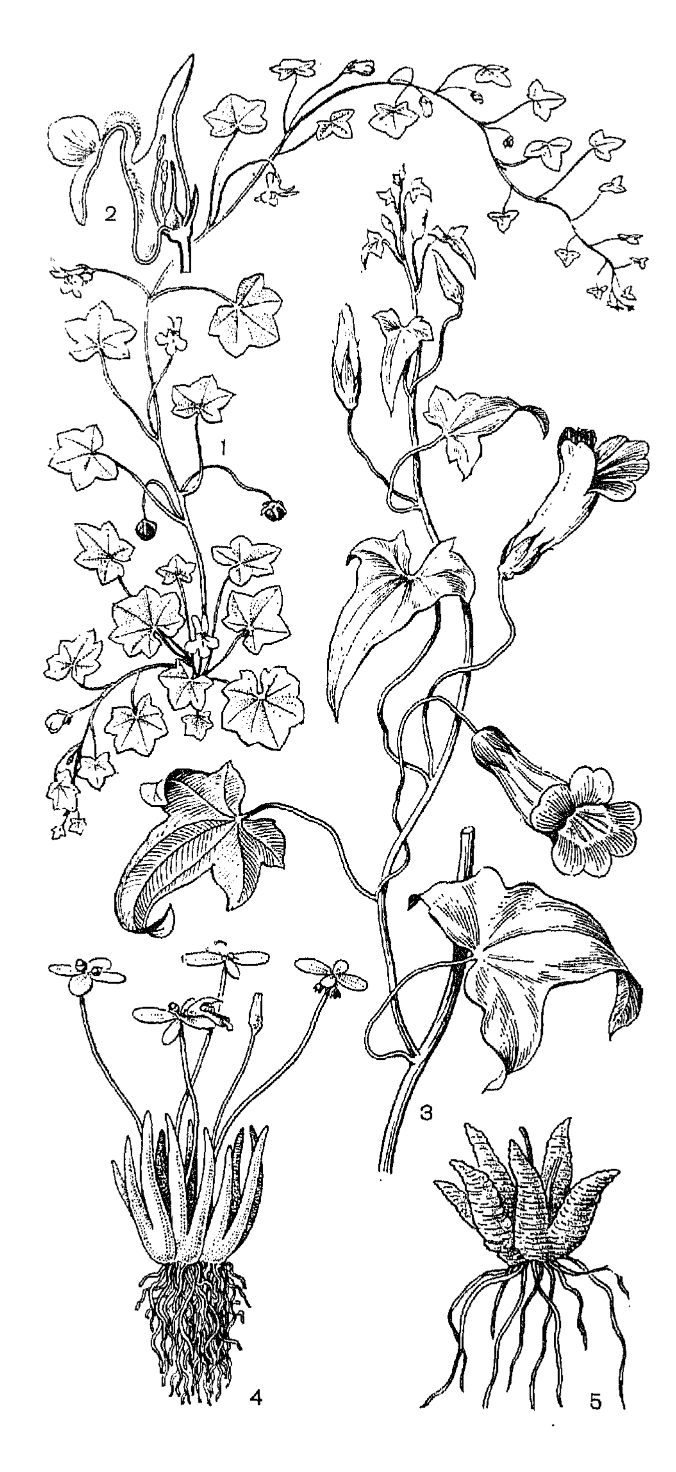



Рис. 220. Норичниковые.

Цимбалария постенная (Cymbalaria muralis): *1* — общий вид растения; *2* — цветок в разрезе. Маурандия вечноцветущая (Maurandya semperflorens): *3* — общий вид растения. Хамегигас неустрашимый (Chamaegigas intrepidus): *4* — общий вид растения во время цветения; *5* — общий вид растения в засушливое время года.

Тоцция представляет как бы переход от полупаразитов к полным корневым паразитам, подобным *петрову кресту* (Lathraea squamaria). Виды этого последнего рода паразитируют на корнях деревьев и кустарников (обычно орешника, ольхи и граба), причем их развитие начинается, как и у тоццfolии, с образованием толстого корневища, покрытого мясистыми чешуевидными листьями. Обычно петров крест 10—15 лет ведет подземный образ жизни: его корневище сильно разрастается и ветвится (часто крестообразно), образуя все новые и новые гаустории. Только после этого на поверхности почвы появляются окрашенные в красноватый цвет односторонние соцветия на толстых ножках, лишенных зеленых листьев (рис. 221, 7, 8). Период основного развития (в том числе и цветение) петрова креста приходится на весну — время максимального восходящего сокодвижения у его «хозяев», когда в соке особенно много органических веществ, используемых паразитом.

Норичниковые-паразиты и полупаразиты всасывают много воды из корней растений-хозяев, и для ее выделения на нижней поверхности листьев обычно имеются специальные выделяющие воду органы — водяные устьица, или гидатоды. Подземные чешуевидные листья тоццfolии и петрова креста также имеют большое количество гидатод на своей нижней стороне, но в особых полостях, образованных завернутыми на нижнюю сторону краями чешуй и обычно содержащих много бактерий и мелких насекомых. Прежде эти полости даже принимали за ловушки для насекомых и других обитающих в почве мелких животных, но в настоящее время доказано, что ни насекомоядность, ни сожительство с бактериями в этом случае не имеют места.

Листья норичниковых не имеют прилистников и обычно расположены супротивно или очередно, реже мутовчато. Форма их может быть очень различной, но преобладают листья с черешками и цельными пластинками. У *леукокарпуса пронзеннолистного* (Leucocarpus perfoliatus) из Южной Америки листья полустеблеобъемлющие, а у некоторых видов *коровяка* (Verbascum) стеблевые листья сидячие и крыловидно низбегающие на стебель.

Почти всегда обоеполые и обычно пятичленные цветки норичниковых могут быть собраны в верхушечные или пазушные соцветия с прицветничками или без них, но довольно часто располагаются и по одному в пазухах не видоизмененных в прицветники листьев. Совершенно правильных (актиноморфных) цветков среди них нет, и вообще в этом семействе значительно преобладают сильно зигоморфные двусторонне-симметричные цветки. Изредка

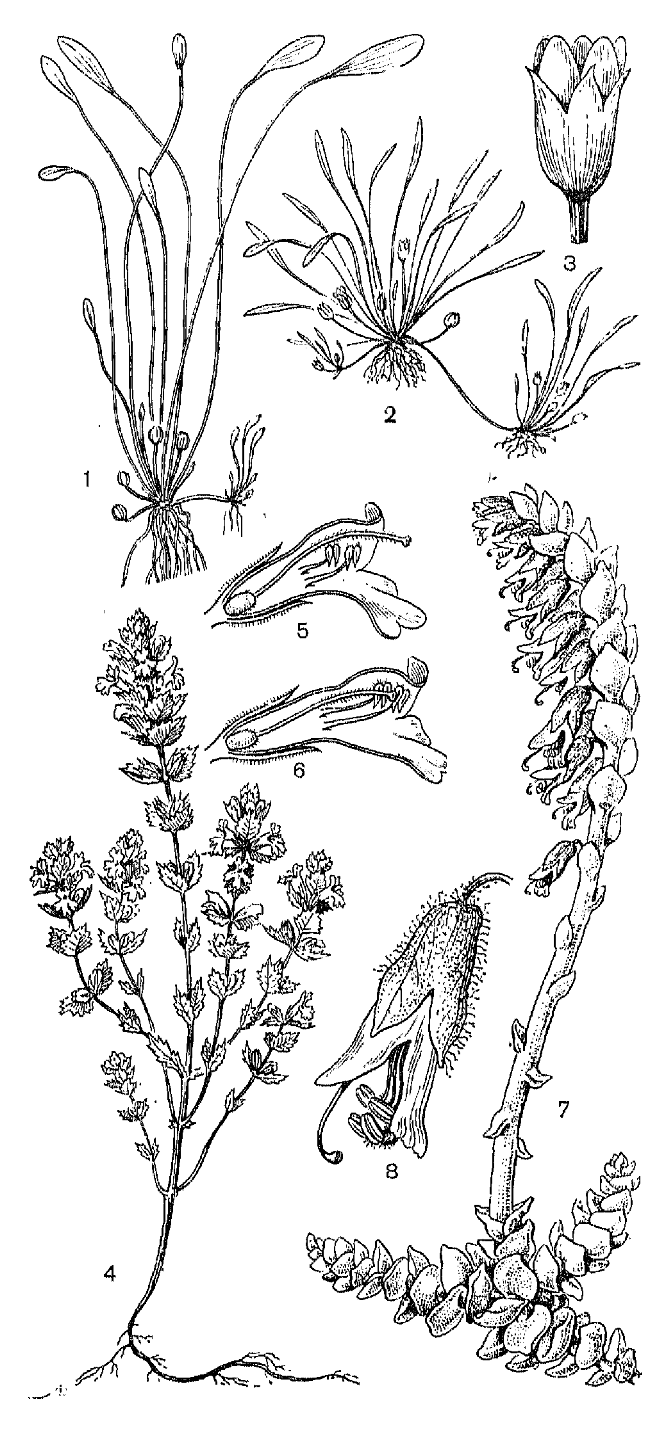



Рис. 221. Норичниковые.

Лужайник водяной (Limosella aquatica): *1* — подводная форма растения с клейстогамными цветками; *2* — наземная форма растения с хазмогамными цветками; *3* — хазмогамный цветок. Очанка Ростковиуса (Euphrasia rostkoviana): *4* — общий вид растения; *5* — цветок в начале цветения; *6* — цветок в конце цветения. Петров крест (Lathraea squamaria): *7* — общий вид растения; *8* — цветок.

образующиеся на верхушке кистевидных или колосовидных соцветий актиноморфные цветки (например, у льнянки обыкновенной цветки с 5 одинаково развитыми лопастями венчика и 5 шпорами) являются результатом ненормального развития одного цветка из зачатков нескольких цветков. Способность к образованию таких цветков — пелорий — была отмечена еще К. Линнеем именно у представителей семейства норичниковых. Обычно имеющиеся в соцветиях прицветники в одних случаях могут совсем исчезать, в других они являются дополнительным средством привлечения насекомых-опылителей. Так, у многих видов *марьянника* (Melampyrum) синие или фиолетовые прицветники хорошо контрастируют с желтыми венчиками цветков (отсюда народное название этих видов иван-да-марья).

Чашечка в пределах семейства варьирует от раздельнолистной, как у *наперстянки* (Digitalis), до длиннотрубчатой двугубой или покрывалообразной (глубоко вырезанной с одной стороны). Первично пятичленная чашечка часто переходит в четырехчленную или за счет редукции ее верхней лопасти, или за счет срастания 2 нижних лопастей. У *погремка* (Rhinanthus) немного вздутые чашечки значительно увеличиваются в размерах после цветения, а у мексиканского родохитона очень крупные колокольчатые красные чашечки служат дополнительным средством привлечения опылителей — колибри.

Подобно чашечке, венчик норичниковых может иметь блюдцевидную форму при очень короткой трубке (например, у коровяка), но гораздо чаще он бывает длиннотрубчатым, что связано с приспособлением к определенным опылителям. При двугубом венчике верхняя губа обычно образована 2 лопастями, а нижняя — 3, но у *немезии* (Nemesia) верхняя губа составлена 4 лопастями, а нижняя — одной. У *алонсоа* (Alonsoa) цветоножки перекручиваются на 180° и нижняя губа становится как бы верхней. Довольно часто в цветках норичниковых развиваются дополнительные выросты, выпуклины или вогнутости. Так, в нижней части трубки венчика близ ее основания часто имеется выпуклость, переходящая в мешкообразный вырост (у *львиного зева* — Antirrhinum) или шпору (у льнянки, рис. 222). У некоторых видов южноафриканской *диасции* (Diascia) — 2 рядом расположенные шпоры. Нередко развивается выпуклина на нижней губе, прикрывающая собой зев цветка, например у львиного зева и льнянки. Шмели и крупные пчелы, опыляющие такие цветки, легко их открывают, в то время как для других, более мелких насекомых путь к нектару закрыт. Подобное же маскообразное строение венчика достигается у *коллинсии* (Collinsia) и *губастика* (Mimulus) за счет выпуклины на верхней губе. Очень сложное строение имеют венчики видов обширного рода *мытник* (Pedicularis, табл. 57), у которых верхняя губа часто оттянута в обращенный вниз клювик, а нижняя губа нередко сдвинута на одну из боковых сторон (см. рис. 222). У видов американского рода *кальцеолария* (Calceolaria) вся нижняя губа, очень сильно развитая, превратилась в направленное вниз пузыревидное выпячивание (см. рис. 222), совершенно сходное с «башмачкообразной» нижней губой орхидеи венерина башмачка (Cypripedium).

Нектарники у норичниковых обычно имеют вид округлого или лопастного диска, расположенного вокруг завязи, реже только с одной из ее сторон. У коровяка цветки совсем лишены нектара, и насекомые посещают их только ради пыльцы. Тычинки обычно чередуются с долями венчика и почти всегда прикреплены к его трубке. Только немногие роды (например, коровяк) имеют 5 тычинок. У других родов пятая (верхняя) тычинка превращена в стаминодий, очень крупный и варьирующий по строению в родах *норичник* (Scrophularia, рис. 222, *3*) и *пенстемон* (Penstemon, табл. 57). Остающиеся две пары тычинок обычно развиты неодинаково, и одна из них может редуцироваться, например у *вероники* (Veronica, рис. 222, *1*, табл. 57).

Очень разнообразно строение пыльников. Иногда (у *киксии* — Kickxia) они попарно срастаются, часто на них имеются направленные вниз острия. Нередко теки их расходятся нижними концами на 180°, а вершинами срастаются друг с другом. В других случаях, напротив, теки отделены друг от друга сильно разросшимся связником (у *аврана* — Gratiola). Наконец, одна из тек может редуцироваться. Имеющие различное строение пыльцевые зерна часто склеиваются в комочки, но у видов трибы погремковых они всегда разделены друг от друга и пыльца пылевидная.

Гинецей норичниковых образован 2 плодолистиками, паракарпный или вторичносинкарпный. Цельное или двулопастное рыльце обычно расположено на столбике, отходящем от верхушки верхней завязи, лишь у *эринуса* (Erinus) оно сидячее.

Плоды большинства норичниковых имеют форму коробочки, вскрывающейся различными способами: 2 створками по швам плодолистиков или их средней жилке, 4 створками, 1 или 2 отверстиями с крышечкой. У *торении Фурнье* (Torenia fournieri) такая крышечка занимает бо́льшую часть плода. Невскрывающиеся многосемянные ягодообразные плоды имеют африканские кустарники из рода *халлерия* (Halleria) и американский леукокарпус. Также невскрывающиеся, но односемянные и нередко

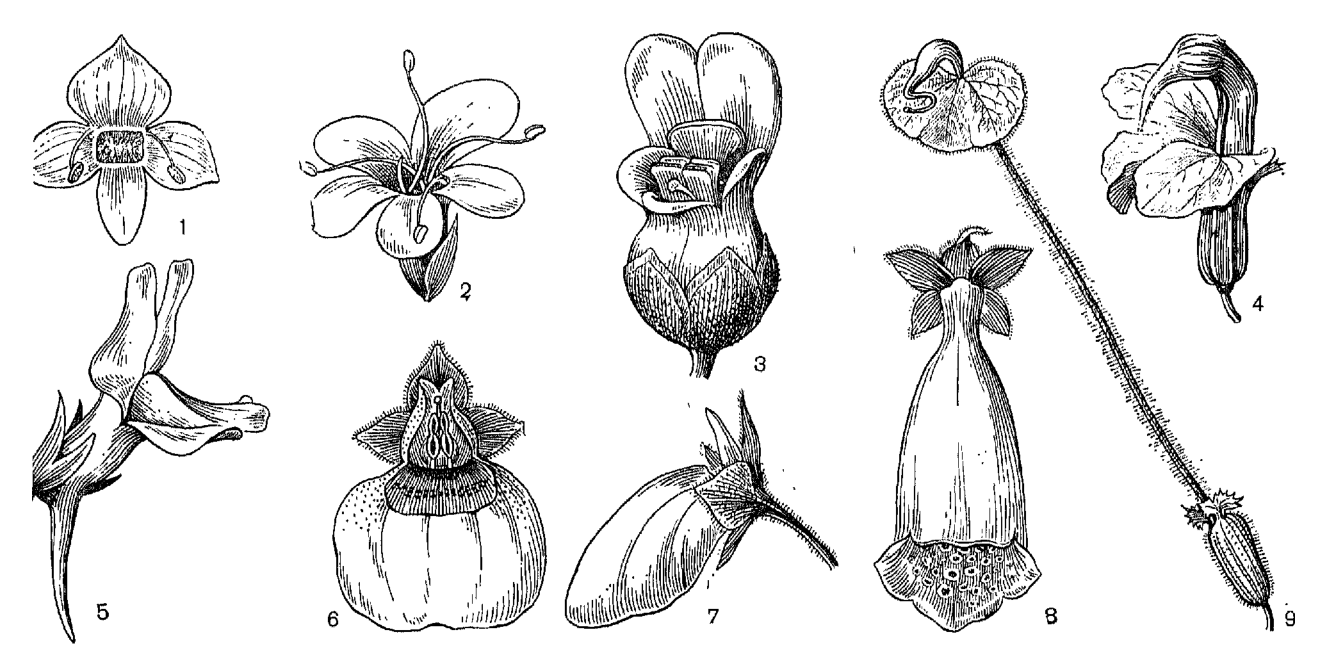



Рис. 222. Цветки норичниковых:

*1* — вероника лекарственная (Veronica officinalis); *2* — селаго щитковидный (Selago corymbosa); *3* — норичник водяной (Scrophularia aquatica); *4* — мытник мясо-красный (Pedicularis incarnata); *5* — льнянка альпийская (Linaria alpina); *6* и *7* — кальцеолария подорожниковая (Calceolaria plantaginea), вид цветка спереди и сбоку; *8* — наперстянка пурпурная (Digitalis purpurea); *9* — мытник вооруженный (Pedicularis armata).

костянкообразные плоды характерны для очень обособленной и преимущественно южноафриканской трибы селаговых (Selagineae).

Семена норичниковых имеют мясистый эндосперм и прямой или немного согнутый зародыш. Крылатые семена, напоминающие семена бигнониевых, встречаются у льнянки, погремка и немезии. У видов марьянника и некоторых других родов семена несут особые, богатые жирами придатки — элайосомы, служащие пищей для муравьев.

К семейству норичниковых относится, вероятно, не менее 250 родов и не менее 3000 видов, распространенных по всей суше земного шара, но особенно многочисленных в горных районах умеренно теплых и субтропических областей. Лишь триба жерардиевых распространена преимущественно в тропиках. Вполне определенную географическую приуроченность показывают многие крупные роды. Крупнейший род семейства — мытник (около 600 видов) — наиболее богат видами в Гималаях (здесь около 300 эндемичных видов). Роды кальцеолярия (около 300 видов), пенстемон (около 250 видов), губастик (около 120 видов) почти целиком приурочены к Америке. В Гималаях и горных районах Западной Азии и Средиземноморья широко представлен род норичник (около 300 видов).

Несмотря на обилие видов, норичниковые обычно не играют существенной роли в растительных группировках. Некоторые виды марьянника в изобилии развиваются в травянистом ярусе лесов, а виды погремка и *очанки* (Euphrasia) — на лугах, но они, будучи однолетниками, быстро отцветают и теряют свое значение. Более существенна роль некоторых видов *хебе* (Hebe), которые вместе с некоторыми сложноцветными образуют очень характерную кустарничковую группировку в горах Новой Зеландии на высоте 1200—1600 м над уровнем моря. Среди норичниковых вообще очень много петрофильных (камнелюбивых) растений, обитающих на каменистых склонах, скалах и осыпях.

Значительное большинство норичниковых имеет обоеполые перекрестно опыляющиеся цветки. Двудомность известна только у некоторых видов наперстянки. Самоопылению во многих случаях препятствует протогиния, а в более редких случаях — протандрия. При одновременном созревании рыльца и пыльников большее значение имеет разная длина тычинок и столбика. Вползая в цветок, насекомое сначала касается рыльца, на которое таким образом попадает пыльца с других цветков, а потом уже пыльников. У многих видов губастика имеется замечательное приспособление, препятствующее самоопылению при выползании насекомого из цветка. При первом же прикосновении насекомого к лопастям рыльца они в течение нескольких секунд смыкаются друг с другом и

остаются в таком положении, когда насекомое выползает из цветка. У *глоссостигмы* (Glossostigma) лопаткообразное рыльце после первого прикосновения к нему быстро закручивается кверху над пыльниками, и насекомое на обратном пути его уже не задевает. Однако многие норичниковые способны самоопыляться, что гарантирует образование плодов, если перекрестного опыления не произошло. У одних видов рыльце постепенно завертывается книзу и в конце цветения соприкасается с пыльниками, у других рыльце приходит в соприкосновение с пыльниками при опадении венчика.

У многих видов очанки (рис. 221, *4—6*) рыльце сначала находится далеко впереди пыльников, но затем основание венчика начинает удлиняться и прикрепленные к нему тычинки, выдвигаясь вперед, к концу цветения соприкасаются с рыльцем. Широко распространенное «земноводное» растение лужайник водяной обычно самоопыляется. При обитании на дне водоемов он образует совершенно закрытые, клейстогамные цветки (см. рис. 221).

Опылителями цветков у норичниковых являются насекомые, а в тропиках и субтропиках Америки также колибри. Цветки коровяка и вероники с широко открытыми цветками с короткой трубкой не имеют специализированных опылителей и опыляются различными насекомыми. Длиннотрубчатые цветки обычно приспособлены к очень ограниченному числу опылителей, нередко к одному или немногим видам пчел или шмелей. Таковы маскообразные закрытые венчики видов льнянки и львиного зева. У многих видов губастика, также опыляемых крупными перепончатокрылыми, зев венчика закрыт выпуклиной верхней губы, однако опыляющийся с помощью колибри *губастик пурпурный* (M. cardinalis) имеет широко раскрытые цветки. Пузыревидно вздутая нижняя губа кальцеоларий, как и у орхидеи — венерина башмачка, служит как бы ловчей ямой для насекомых. Последние, попадая в нее, могут выбраться лишь после соприкосновения сначала с рыльцем, а затем с пыльниками. Некоторые виды мытника с очень длинной трубкой венчика (см. рис. 222) опыляются длиннохоботковыми бабочками. У норичника и коллинсии тычинки и рыльце занимают нижнее положение в цветке, и насекомые (преимущественно осы) задевают за них не спинкой, а брюшком. В цветках из трибы погремковых на пыльниках имеются направленные вниз придатки в виде острий. Попеременно задевая за них спинкой, опылитель-насекомое получает по порции пылевидной пыльцы из раскрывающейся при ударе об острие щели в пыльниковом гнезде.

В распространении семян норичниковых основная роль принадлежит ветру. Во многих случаях ветер просто качает плодоносящие стебли, рассеивая семена из раскрывшихся коробочек. Семена, имеющие крыловидную кайму, рассеиваются на более далекие расстояния. В некоторых родах (коровяк, норичник и др.) имеются виды с растопыренно разветвленными и обламывающимися у своего основания стеблями, рассеивающими семена по типу перекати-поле. Семена многих видов могут распространяться также на ногах различных животных. В Южной Африке имеются зоохорные виды с крючковидно загнутыми прицветниками (у *хебенштретии* — Hebenstretia) или зубцами чашечки (у *манулеи крючковатой* — Manulea uncinata). У европейской цимбаларии постенной и некоторых стелющихся вероник цветоножки при плодах обладают отрицательным фототропизмом и загибаются вниз, вследствие чего коробочки могут зарываться в землю (геокарпия) или попадать в трещины скал и там раскрываться (см. рис. 220).

Видам марьянника свойствен мирмекохорный (с помощью муравьев) способ распространения. Их гладкие эллипсоидальные семена с поедаемым муравьями придатком из богатых маслами паренхиматических клеток часто по внешнему облику похожи на муравьиных куколок, что, по-видимому, также привлекает муравьев. Кроме того, многие марьянники имеют внецветковые нектарники, привлекающие муравьев, и не исключено, что муравьи специально распространяют такие полезные для них растения близ муравейников.

Семейство норичниковых довольно естественно подразделяется на 3 подсемейства — собственно норичниковые (Scrophularioideae), погремковые (Rhinanthoideae) и шаровницевые (Globularioideae). К подсемейству норичниковых относится более половины всех родов семейства, в том числе авран, губастик, лужайник, коровяк, *трапелла* (Trapella), левкофиллум, пенстемон, норичник, *селаго* (Selago), кальцеолария, льнянка, цимбалария, львиный зев. Подсемейство погремковых, насчитывающее около 85 родов, включает наперстянку, веронику, хебе, мытник, очанку, зубчатку, погремок, марьянник, петров крест и др. У подсемейства норичниковых в бутоне две верхние (задние) доли венчика кроют края боковых долей, у погремковых две верхние доли прикрыты краями одной или обеих боковых долей. По расположению долей венчика в бутоне к погремковым близко небольшое подсемейство шаровницевые, которое отличается главным образом псевдомономерным гинецеем и односемянными орехообразными плодами. В это подсемейство входят 2 рода —

*шаровница* (Globularia, около 25 видов, распространенных от островов Зеленого Мыса до Западной Азии) и *поскея* (Poskea, 2 вида в Сомали и на острове Сокотра). Многие ботаники выделяют эти два рода в отдельное семейство шаровницевые (Globulariaceae), но, как это отметил еще Ханс Халлир (1903, 1912), а позднее Р. Торн (1968, 1976) и А. Л. Тахтаджян (1980), для этого нет достаточных оснований.

Значение норичниковых в жизни человека относительно невелико. Некоторые виды наперстянки дают ценное лекарство, регулирующее деятельность сердца и повышающее кровяное давление. Венчики цветков, а иногда и листья некоторых видов *коровяка* используют как мягчительное и отхаркивающее средство. В гомеопатии для лечения глазных болезней применяют виды *очанки* (Euphrasia). Паразитирующая на корнях витекса (Vitex) *алектра паразитическая* (Alectra parasitica) дает широко используемое в Индии средство против проказы.

Очень многие норичниковые культивируют в качестве красиво цветущих декоративных растений. Особенно широко известен происходящий из Средиземноморья *львиный зев* (Antirrhinum majus), многочисленные сорта которого разводят почти во всех внетропических странах. Несколько реже культивируют виды наперстянки, особенно *наперстянку крупноцветковую* (D. grandiflora), губастика, кальцеоларии, пенстемона, немезии, льнянки и некоторых других родов. В Западной Европе в альпинариях довольно часто культивируют новозеландские кустарнички из рода *хебе* (Hebe), а некоторые водные виды лимнофилы принадлежат к обычным аквариумным растениям.

## СЕМЕЙСТВО БИГНОНИЕВЫЕ (BIGNONIACEAE)

В противоположность близкому семейству норичниковых бигнониевые в основном тропическое семейство. На обширной территории СССР только близ ее южных границ встречаются в диком состоянии немногие виды одного из родов этого семейства — *инкарвиллеи* (Incarvillea), включая в него прежде принимавшийся за самостоятельный и эндемичный для гор бассейна рек Чу и Или род *недзвецкия* (Niedzwedzkia). Более известны в нашей стране культивируемые в садах и парках ее южных районов деревья этого семейства: *катальпа* (Catalpa, табл. 58) и *павловния* (Paulownia).

Из жизненных форм для бигнониевых наиболее характерны деревянистые лианы, которых особенно много в Южной и Центральной Америке. Лианы могут быть как вьющимися, так и лазящими с помощью различных приспособлений. Чаще всего последними служат простые или разветвленные усики, происходящие из одного или нескольких листочков сложных листьев. Они могут заканчиваться округлыми присосками, как у *питекоктениума фасолевидного* (Pithecoctenium phaseoloides), или одревесневшими когтевидными крючками (у *макфадиены* — Macfadyena, табл. 58), но обычно просто закручиваются вокруг ветвей соседних деревьев подобно усикам винограда. У некоторых бигнониевых способностью загибаться вокруг опоры обладают также черешки, черешочки и междоузлия сложных листьев. В других случаях роль усиков выполняют придаточные корни, также нередко снабженные присосками. Такие воздушные корни, образующиеся на затененной (обращенной к опоре) части стебля, имеет, например, культивируемая на юге СССР *кампсис укореняющаяся* (Campsis radicans, табл. 58). Некоторые бигнониевые-лианы имеют лентовидные стебли.

Бигнониевые-деревья обычно не отличаются большой высотой. К наиболее высоким среди них принадлежат некоторые южноамериканские виды *жакаранды* (Jacaranda), дающие ценное палисандровое дерево. Многие небольшие деревья и своеобразные «полудеревья» из этого семейства обитают в бразильских саваннах, известных под названием кампос (или кампус). Такие деревья обычно имеют толстую и сильно одревесневшую нижнюю часть ствола, переходящую выше в почти травянистую часть, отличающуюся от стеблей многолетних трав лишь способностью образовывать вторичную древесину. Среди довольно многочисленных кустарниковых бигнониевых можно отметить сильно колючие прямостоячие кустарники из родов *катофрактес* (Catophractes) и *ригозум* (Rhigozum), обитающие в пустынях Южной Африки. Полукустарник бразильского кампоса *анемопегма смолоносная* (Anemopaegma mirandum, рис. 223, *1*), имеющий почти эрикоидный облик (линейные с завернутыми на нижнюю сторону краями листочков сидячие листья), горит ярким пламенем из-за обилия смол во всех его частях. Настоящих трав среди бигнониевых немного, и это почти исключительно горные растения. К ним принадлежат многие виды инкарвиллеи, некоторые из них двулетники или даже однолетники.

Листья бигнониевых обычно супротивные, реже очередные или мутовчатые и всегда лишены прилистников, хотя у некоторых видов у основания черешков имеется пара прилистникоподобных листочков. В семействе значительно преобладают сложные, часто дважды или трижды перистые листья, иногда достигающие в длину более метра. У бигнониевых-лиан конечный листочек или несколько листочков часто видоизменяются в усики. Длинноче-

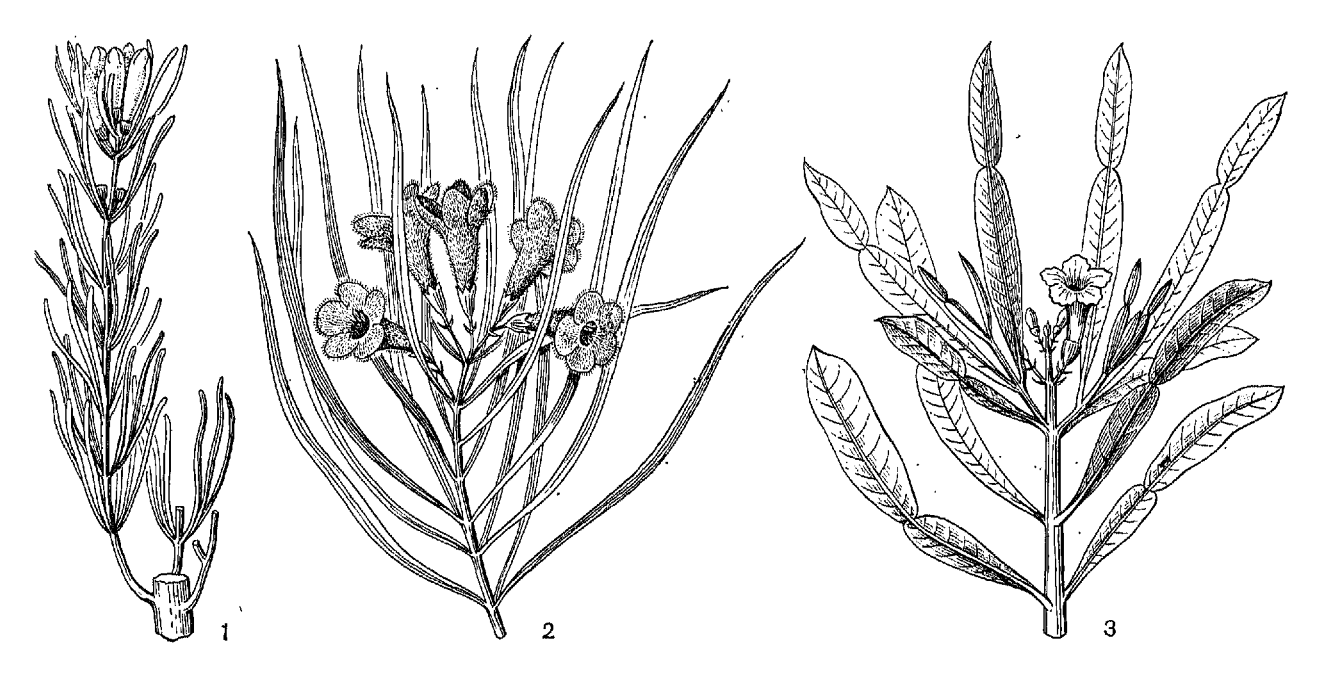



Рис. 223. Цветущие ветви бигнониевых:

*1* — анемопегма смолоносная (Anemopaegma mirandum); *2* — хилопсис линейный (Chilopsis linearis); *3* — филлартрон мадагаскарский (Phyllarthron madagascariense).

решковые листья с 3—9 пальчаторасположенными перисторассеченными листочками имеют оригинальный во многих других отношениях чилийский травянистый вид *аргилия лучистая* (Argylia radiata). Очень интересны листья *филлартрона мадагаскарского* (Phyllarthron madagascariense, см. рис. 223), состоящие из листовидно расширенного черешка сложного листа, сочлененного на верхушке с единственным листочком (возможно, листовидно расширенным черешочком редуцированного листочка). Простые, цельные и цельнокрайние листья имеются лишь у немногих бигнониевых. Мексиканские кустарники *хилопсис линейный* (Chilopsis linearis, см. рис. 223) и *астиантус лозный* (Astianthus viminalis) имеют очень узкие, ланцетные или линейно-ланцетные листья, напоминая по облику иву-лозу (Salix viminalis).

Бигнониевые могут быть совершенно голыми или иметь покров из трихом различного строения. Особенно часто встречаются очень мелкие чешуйковидные трихомы. Существенное систематическое значение имеют внецветковые нектарники, располагающиеся в узлах стебля, в углах боковых жилок листочков, на черешках, в нижней части трубки чашечки и на ее лопастях. Сахаристые вещества, выделяемые такими нектарниками, служат средством для привлечения муравьев, защищающих растение от вредителей. Очень мелкие блюдцевидные нектарники имеются даже на плодах некоторых бигнониевых. Особенно их много на молодых плодах *«калебасового дерева»* (Crescentia cujete), надежная защита которых от преждевременного использования в пищу насекомыми и другими животными также обеспечивается муравьями.

Способ привлечения муравьев выделениями внецветковых нектарников можно считать результатом более высокой специализации по сравнению с также широко распространенным среди тропических бигнониевых способом предоставления муравьям дарового жилища. В последнем случае ветви деревьев или кустарников имеют в своей сердцевине полости, заселяемые особыми видами муравьев. Особенно характерен этот способ для многих видов американского рода *табебуйя* (Tabebuia), само название которого в переводе с языка местных индейцев означает «муравьиное дерево».

Среди бигнониевых распространено и другое средство защиты от насекомых-вредителей — наличие неприятного для них запаха. Так, виды рода *пахиптера* (Pachyptera) имеют сильный запах лука или чеснока, а виды *танециума* (Tanaecium, рис. 224) сильно пахнут миндалем, что обусловлено присутствием во всем растении ядовитых цианистых соединений.

Всегда обоеполые, пятичленные и зигоморфные цветки бигнониевых обычно собраны в рыхлые конечные (редко пазушные) верхоцветные соцветия, состоящие из дихазиев. Однако имеются

Рис. 224. Бигнониевые.

Танециум длинновенчиковый (Tanaecium praelongum): *1* — цветок. Инкарвиллея китайская (Incarvillea sinensis): *2* — цветок; *3* — пыльник. Спатодея колокольчатая (Spathodea campanulata): *4* — цветок. Парментьера свеченосная (Parmentiera cereifera): *5* — цветки на старой ветви.

и исключения. Так, у *макфадиены когтеносной* (Macfadyena unguis-cati, табл. 58) цветки располагаются по одному в пазухах обычных листьев. У аргилии лучистой расположенные очередно по спирали цветки образуют простое кистевидное (но с очень короткими цветоножками) соцветие. Каулифлория хорошо выражена у *«свечного дерева»* (Parmentiera cereifera, рис. 224) из Панамы и *аденокалимы крупнолистной* (Adenocalymma macrophyllum) из Бразилии. *Аденокалима прицветниковая* (A. bracteatum) имеет в соцветии очень крупные прицветники челнообразной формы, в то время как у некоторых других бигнониевых они едва заметны или даже отсутствуют.

Сростнолистная чашечка у разных родов бигнониевых может иметь очень различное строение. Нередко она почти правильная с 5 зубцами или без них, но чаще двугубая или с одной стороны глубоко вырезанная, покрывалообразная. У африканского дерева *спатодеи колокольчатой* (Spathodea campanulata, см. рис. 224) крупный красный венчик выходит как бы сбоку покрывалообразной чашечки. Очень широкая красная чашечка южноамериканской лианы *каллихламис* (Callichlamys) служит дополнительным средством привлечения опылителей, вероятно колибри. У другой американской лианы — *туррetии* (Tourretia) — сильно разросшаяся и направленная вперед нижняя лопасть также ярко окрашенной чашечки служит посадочной площадкой для опылителей, заменяя неразвитую нижнюю губу венчика.

Все бигнониевые имеют сростнолепестные, колокольчатые, трубчатые или воронковидные венчики, в окраске которых преобладают красный и розовый цвета. Довольно часто встречаются сильно зигоморфные, двугубые венчики, похожие на венчики видов семейства губоцветных. Венчики некоторых опыляющихся длиннохоботковыми ночными бабочками бигнониевых имеют узкую, но необыкновенно длинную трубку, достигающую у рода *танециум* (Tanaecium) в длину 25 см. Самые мелкие, длиной 4—6 мм, венчики известны у американских лиан из рода *тиннантус* (Tynnanthus). Венчики древесной американской лианы *пахиптеры многоцветной* (Pachyptera hymenaea) в течение трех дней цветения изменяют свою окраску от темно-лиловой до светло-лиловой и белой. На третий день цветки пахиптеры уже не имеют ни пыльцы, ни нектара, но играют заметную роль в привлечении насекомых-опылителей к растению.

Большинство бигнониевых имеет 4 вполне развитые тычинки. Пятая тычинка обычно видоизменена в стаминодий, а у немногих родов, где эта тычинка имеется, она обычно недоразвита. У видов катальпы только 2 передние тычинки вполне развиты. Пыльники вскрываются продольной щелью и нередко имеют приспособления для более совершенного опыления

в виде шпорцевидных или мешковидных придатков (см. рис. 224). Строение оболочки пыльцевых зерен у бигнониевых очень варьирует и является важным систематическим признаком.

Все бигнониевые имеют ценокарпный гинецей из 2 плодолистиков с двугнездной, реже одногнездной или четырехгнездной завязью и конечным двулопастным столбиком. Семязачатки почти всегда многочисленные, анатропные. Строению плодов придается основное значение при разделении семейства на трибы. Наиболее обычный тип плода — коробочка, раскрывающаяся двумя створками вдоль швов или вдоль средней жилки плодолистиков. Более редки нераскрывающиеся сочные плоды, характерные для трибы кресцентиевых (Crescentieae). Коробочки бигнониевых нередко достигают больших размеров и придают всему растению очень своеобразный облик. В этом отношении особенно замечательна *кигелия перистая* (Kigelia pinnata, табл. 58), иногда называемая «колбасным деревом». Крупные (длиной 30—60 см и толщиной 7—9 см), напоминающие по форме и цвету колбасы, плоды ее свешиваются с дерева почти до земли на сильно удлиняющихся ко времени цветения цветоножках. Не менее оригинально «свечное дерево», прямостоячие цилиндрические плоды которого длиной до 1 м, окрашенные в желтый цвет, действительно создают впечатление гигантских свечей. Некоторые роды бигнониевых имеют крылатые или покрытые шипами коробочки.

Бигнониевые насчитывают свыше 120 родов и 800—900 видов, распространенных в тропиках, а отчасти и в субтропиках обоих полушарий. Лишь немногие виды заходят в южные районы умеренно теплой зоны. Особенно богата видами бигнониевых Южная Америка, где они представлены многочисленными лианами, деревьями и кустарниками, играющими заметную роль в тропических лесах и саваннах. Хотя среди бигнониевых много нагорных видов, лишь немногие из них поднимаются в высокогорья. Это виды аргилии в Андах, *амфикома* (Amphicome) и инкарвиллея в Гималаях.

Все бигнониевые — перекрестноопыляющиеся растения, причем перекрестному опылению обычно способствует протандрия. Опылителями их могут быть не только насекомые (главным образом длиннохоботковые пчелы и бабочки), но также птицы (в Южной Америке — колибри) и летучие мыши. Приспособления для более надежного перекрестного опыления у бигнониевых еще недостаточно изучены. Наиболее известен механизм опыления у инкарвиллей, имеющих на почти горизонтально расположенных гнездах пыльников вниз направленные шпорцевидные придатки (см. рис. 224). Насекомое, вползающее в трубку венчика за нектаром, задевает спинкой за эти придатки и при этом получает по порции пыльцы, высыпающейся из раскрывающейся при ударе о придаток щели в каждом гнезде. Выбираясь обратно, насекомое задевает за придатки противоположных гнезд и вновь получает по порции пыльцы из каждого пыльника. У американского рода *амфилофиум* (Amphilophium) сильно утолщенные двугубые венчики всегда закрыты, что защищает обильно выделяемый нектар и пыльцу от непрошеных гостей. Только крупные пчелы, опыляющие цветки этого рода, могут раскрыть зев таких венчиков и получить доступ к нектару. Очень длинные и узкие венчики упомянутого выше танециума посещаются крупными бабочками из семейства бражников. Цветки видов этого рода распускаются вечером и обладают сильным ароматом. Цветки бигнониевых, опыляемые колибри и другими мелкими птицами, обычно лишены запаха и имеют красные или фиолетовые венчики с расширенной голой внутри трубкой. Орнитофильным видом является, например, африканская спатодея колокольчатая (см. рис. 224). Летучими мышами опыляются цветки многих родов трибы кресцентиевых, в том числе «колебасовое» и «свечное» деревья. Для них характерны каулифлория, ночное цветение, обычно белая окраска венчиков, своеобразный мускусный запах цветков, выделение большого количества нектара.

Сильно сплюснутые и имеющие перепончатое крыло семена большинства бигнониевых распространяются с помощью ветра (анемохория). Парусность их обычно настолько велика, что даже в безветренную погоду или в густом лесу они разносятся на большие расстояния. У гималайского травянистого рода амфикома семена не только крылатые, но и длинноволосистые, что еще более увеличивает парусность. Сочные нераскрывающиеся плоды видов из трибы кресцентиевых распространяются с помощью поедающих их животных — эндозоохорно. Однако некоторые виды из этой трибы, имеющие довольно твердые нераскрывающиеся плоды, например центральноамериканский *дендросикус широколистный* (Dendrosicus latifolius), распространяются гидрохорно — водными потоками. Имеются примеры, когда среди родов, большинство видов которых имеет характерные для бигнониевых крылатые семена, прибрежные виды обладают бескрылыми семенами, падающими в воду и распространяющимися гидрохорно. Так, из 9 видов палеотропического рода *долихандрона* (Dolichandrone) 8 обитают вдали от водоемов и имеют крылатые семена, а один вид — *долихандрона Рида* (D. rheedii) — растет на топких берегах рек и имеет

семена с узкой окраиной из пробкообразной ткани.

Плоды некоторых американских видов кресценции, например *кресцентии амазонской* (Crescentia amazonica), могут распространяться как эндозоохорно, так и гидрохорно. У туррети распространение плодов также осуществляется двумя способами: экзозоохорно и анемохорно. Покрытые крючковидно загнутыми на верхушке шипами коробочки, похожие на плоды *дурнишника* (Xanthium), прицепляются к шерсти различных животных и разносятся ими. При этом из раскрывающейся на верхушке коробочки рассеиваются легкие крылатые семена, распространению которых способствует ветер.

Жителям внетропических стран бигнониевые известны в основном как красиво цветущие декоративные растения. Высокое (высотой до 20 м), цветущее до появления листьев дерево — *павловния войлочная* (Paulownia tomentosa), происходящая из Японии, часто культивируется в садах и парках юга СССР. Обычны в культуре и виды катальпы — листопадные деревья, происходящие отчасти из США, отчасти из Восточной Азии. В субтропиках и в оранжереях часто культивируются такие лианы, как кампсис укореняющийся и многие бигнонии, а также американская *текома прямостоячая* (Tecoma stans). В тропической Африке обычным декоративным растением является спатодея колокольчатая, называемая африканским тюльпанным деревом.

Среди тропических бигнониевых много и других, важных в хозяйственном отношении растений. Очень ценное палисандровое дерево дают бразильские виды жакаранды, введенные в культуру во многих других тропических странах. Ценную, долго сохраняющуюся древесину дают также другие американские бигнониевые: виды табебуйи, *паратекома пероба* (Paratecoma peroba). Широко культивируется в тропиках африканское «колебасовое» дерево (Crescentia cujete). Из его крупных, напоминающих лагенарию плодов с очень твердой оболочкой изготовляют посуду — колебасы различной формы, что достигается искусной шнуровкой молодых плодов, а также очень популярные в Африке музыкальные инструменты, похожие на трещотки или погремушки. Мякоть плодов и семена этого дерева используют в качестве лекарственного средства. В народной медицине применяют также плоды упомянутых выше «колбасного» и «свечного» деревьев. Огурцеобразные плоды *пармантьеры съедобной* (Parmentiera edulis) употребляют в пищу. Амазонский кустарник *аррабидея чика* (Arrabidaea chica) дает несмываемую краску, используемую индейцами для татуировки при ритуальных танцах.

## СЕМЕЙСТВО ПЕДАЛИЕВЫЕ, ИЛИ КУНЖУТОВЫЕ (PEDALIACEAE)

Семейство педалиевых (12 родов и около 90 видов) распространено по песчаным морским побережьям и в пустынях Старого Света (тропическая и Южная Африка, Мадагаскар, остров Сокотра, Южная и Юго-Восточная Азия, Новая Гвинея и Северная Австралия). Некоторые виды натурализовались и в Америке. Наиболее широкий ареал имеют роды *сезам*, или *кунжут* (Sesamum, рис. 225, около 30 видов), и *педалиум* (Pedalium, 2 вида), распространенные в тропической и Южной Африке и в Азии. *Жозефиния* (Josephinia, 5 видов) распространена в Австралии и на прилежащих островах. Большинство родов приурочено к Африке или к Африке и Мадагаскару, а род *ункарина* (Uncarina, 9 видов) эндемичен для Мадагаскара. Самые большие роды — сезам, *птеродискус* (Pterodiscus, 15 видов в Африке), ункарина и *цератотека* (Ceratotheca, около 10 видов в Африке).

Педалиевые обычно однолетние, реже многолетние травы. Исключение составляют ункарины, которые обычно кустарники, реже небольшие деревья, иногда достигающие в высоту 8 м. Стебли стелющиеся по земле или прямостоячие; листья супротивные, цельные или лопастные. Для педалиевых характерно наличие на всех частях растений клейких железистых волосков. Цветки обычно одиночные или же в 3-цветковых дихазиях, обоеполые, зигоморфные, большей частью с характерными желёзками — метаморфизированными цветками — у основания цветоножек. Чашелистиков обычно 5, иногда 4, у основания более или менее сросшихся; венчик обычно ярко окрашенный, ширококотрубчатый, 5-лопастный и несколько двугубый; 4 тычинки фертильные, а пятая превращена в маленький шиловидный стаминодий. Гинецей из 2 плодолистиков, с длинным тонким столбиком и 2-лопастным рыльцем; завязь верхняя, 2—4-гнездная, иногда гнезда разделены ложными перегородками, с 1 — многими семязачатками на каждой плаценте. Плод — локулицидная коробочка или нераскрывающийся — заключает часто крылатые семена с маленьким прямым зародышем и мясистым эндоспермом.

Яркая окраска венчика, привлекающие пятна и полоски на нижней, наиболее крупной его лопасти и в верхней части широкой трубки, нектарный диск — все это, несомненно, свидетельствует об опылении педалиевых насекомыми.

Механизм опыления у кунжута был подробно изучен Б. М. Козо-Полянским (1947). Боковые цветки в дихазиях у кунжута недоразвиты и имеют форму шаровидных зеленых образований диаметром около 1 мм. На них иногда видны

капельки жидкости, и, возможно, они функционируют как нектарники. В нормально развитых цветках нектар выделяется выростом цветоложа, имеющим вид воротничка вокруг основания завязи. Трубка венчика разделена перехватом на две неравные части, в месте перехвата она несет множество длинных мягких волосков, сходящихся в центре трубки и не пропускающих к нектару мелких насекомых. На розовом или лиловатом венчике имеется рисунок из двух вдавленных желтых пятен, соединенных полосой из темно-розовых или малиновых точек. Насекомое садится на нижнюю губу в месте первого желтого пятна, темная полоса указывает ему путь к нектару, а второе желтое углубление v-образной формы, расположенное внутри трубки на брюшной стороне, служит местом работы для крупных насекомых, добывающих нектар. Основными опылителями в наших условиях являются пчелы, они не только длительно обследуют открытые цветки, но и открывают также более зрелые бутоны.

Как запасной вариант возможна и автогамия благодаря тому, что зрелые рыльца и пыльники сближаются между собой, а венчик при малейшем толчке отваливается и соскальзывает вниз, при этом пыльца из пыльников обязательно попадает на рыльце. При самоопылении завязываются нормальные плоды.

Педалиевые замечательны разнообразием плодов. Плод кунжута — цилиндрическая коробочка, раскрывающаяся на верхушке двумя створками с острыми концами и заключающая в себе множество семян. Другие плоды не раскрываются и на своей поверхности имеют разнообразные выросты, которые способствуют их расселению. У птеродискуса плоды имеют крыловидные выросты, благодаря которым они легко перемещаются по поверхности земли потоками воздуха; шаровидные плоды жозефинии тоже перекатываются благодаря выростам на их поверхности. Некоторые плоды имеют шипы с колючками, которыми они прикрепляются к шерсти животных (см. рис. 225).

В практическом отношении важнейшим растением семейства является *кунжут индийский* (Sesamum indicum) — одно из лучших масличных растений тропиков Старого Света, культивируемое от западных берегов Африки вплоть до Китая и Японии, а также в Америке. Это довольно крупные (высотой до 1—2,5 м) быстро растущие однолетние растения с продолжительностью вегетационного периода от 2,5 до 5 месяцев. Красные, палево-розовые или белые цветки распускаются в пазухах листьев и формой и окраской напоминают наперстянку. Семена содержат от 50 до 65% масла, которое служит основой высококачественного пищевого масла, приближающегося по вкусу к оливковому маслу; кунжутовое масло также применяют в производстве маргарина и в мыловарении, высшие его сорта используют в парфюмерии. Кроме того, семена кунжута используют при производстве восточных сладостей, особенно тахинной халвы, а также для обсыпки сдобных булок вместо обычного у нас мака. Из копоти сгоревшего масла изготовляли высококачественную китайскую тушь. В диком состоянии кунжут неизвестен. Время и место происхождения культурного кунжута, как и большинства древнейших культурных растений, остаются невыясненными. Наиболее вероятно африканское происхождение кунжута, где сосредоточены почти все дикорастущие виды сезама, однако возможно, что родиной его являются Северная Индия и Пакистан. Возделывание кунжута началось задолго до нашей эры в странах Юго-Западной Азии; культура кунжута была известна в древней Греции и Риме, в Месопотамии, Аравии, Индии, а с начала нашей эры и в Китае. В настоящее время общая площадь посевов кунжута в мире 6,4 млн. га. В СССР кунжут возделывают в Средней Азии, Азербайджане и Краснодарском крае. В Центральной и в Южной Африке как масличное растение культивируют *сезам лучистый* (S. radiatum). *Цератотеку сезамовидную* (C. sesamoides) родом из Западной Африки культивируют ради маслянистых семян и листьев, которые кладут в суп. Кору мадагаскарских ункарин используют при получении слабых дубителей и стойкой краски для тканей, а их листья — как жевательный бетель.

Очень близко к педалиевым небольшое тропическое и субтропическое американское семейство мартиниевых (Martyniaceae) с 3 родами, также растущими на песчаных почвах и морских побережьях: монотипный род *мартиния* (Martynia), *краниолария* (Craniolaria, 2 вида) и *пробосцидея* (Proboscidea, 6 видов). От педалиевых мартиниевые отличаются одногнездной завязью и париетальной плацентацией, а также плодом с мясистым опадающим экзокарпием и деревянистым эндокарпием; столбик при плоде расщепляется на две части и превращается в жесткие, изогнутые, заостренные на конце придатки, напоминающие слоновые бивни и служащие для расселения плодов в шерсти животных. Наступая на такие плоды, пасущийся скот ранит ноги, что вызывает опасные заболевания. Как заносное растение мартиния встречается в Африке.

## СЕМЕЙСТВО ЗАРАЗИХОВЫЕ (OROBANCHACEAE)

Все виды семейства заразиховых принадлежат к числу многолетних корневых паразитов и полностью лишены хлорофилла. С необычным

образом жизни тесно связаны основные особенности этого семейства: своеобразный облик растений, отсутствие настоящих корней, чешуевидные листья, очень мелкие и многочисленные семена с очень слабо редуцированным зародышем.

Семена заразиховых легко проникают в глубь почвенного слоя с дождевой водой, где проростки вступают в контакт с корнями растений-хозяев. Вероятность успешного контакта невелика, однако его возможность обеспечивается у заразиховых двумя приспособлениями. Во-первых, обилием семян, которое дает каждое растение. Например, в одной завязи *эгинетии индийской* (Aeginetia indica) образуется до 70 000 семян, а одна особь *заразихи* (Orobanche, табл. 59) может дать до 500 000 и более семян. Во-вторых, семена заразихи, подобно семенам петрова креста и некоторых других паразитных норичниковых, прорастают только под воздействием особых веществ — стимуляторов, выделяемых корнями растений-хозяев. Эти выделения не только вызывают прорастание семян, но и ориентируют рост проростка в направлении хемостимулятора (корня растения-хозяина).

Приспособительное значение этих особенностей очевидно, и, вероятно, ими обладают и другие представители семейства. Зона действия стимуляторов прорастания распространяется в почве довольно широко, поэтому далеко не все прорастающие в этой зоне семена заразихи способны достичь корня растения-хозяина: возможности проростка очень невелики, лишь в некоторых случаях зародышевый корешок заразихи достигает нескольких миллиметров, у *заразихи кумской* (Orobanche cumana), например, до 0,5 см. При соприкосновении с корнем растения-хозяина верхушка зародышевого корня заразихи преобразуется в гаусторию (присоску) и активно внедряется в него при посредстве протеолитических ферментов.

Дальнейшее развитие проростка заразихи происходит лишь после контакта ее гаусториальных клеток с проводящей системой корня растения-хозяина. В месте внедрения из части проростка, примерно соответствующей гипокотилю, развивается клубневидное образование, называемое обычно клубеньком. В клубеньке запасаются питательные вещества, закладываются плодущие побеги и вторичные гаусториеобразующие органы, обеспечивающие вегетативное размножение растения-паразита.

У многих видов заразихи, особенно у видов, паразитирующих на культурных, обычно однолетних растениях, из клубенька в первый же сезон развивается плодущий побег, который отмирает вместе с питающим растением. Однако у видов, паразитирующих на многолетних

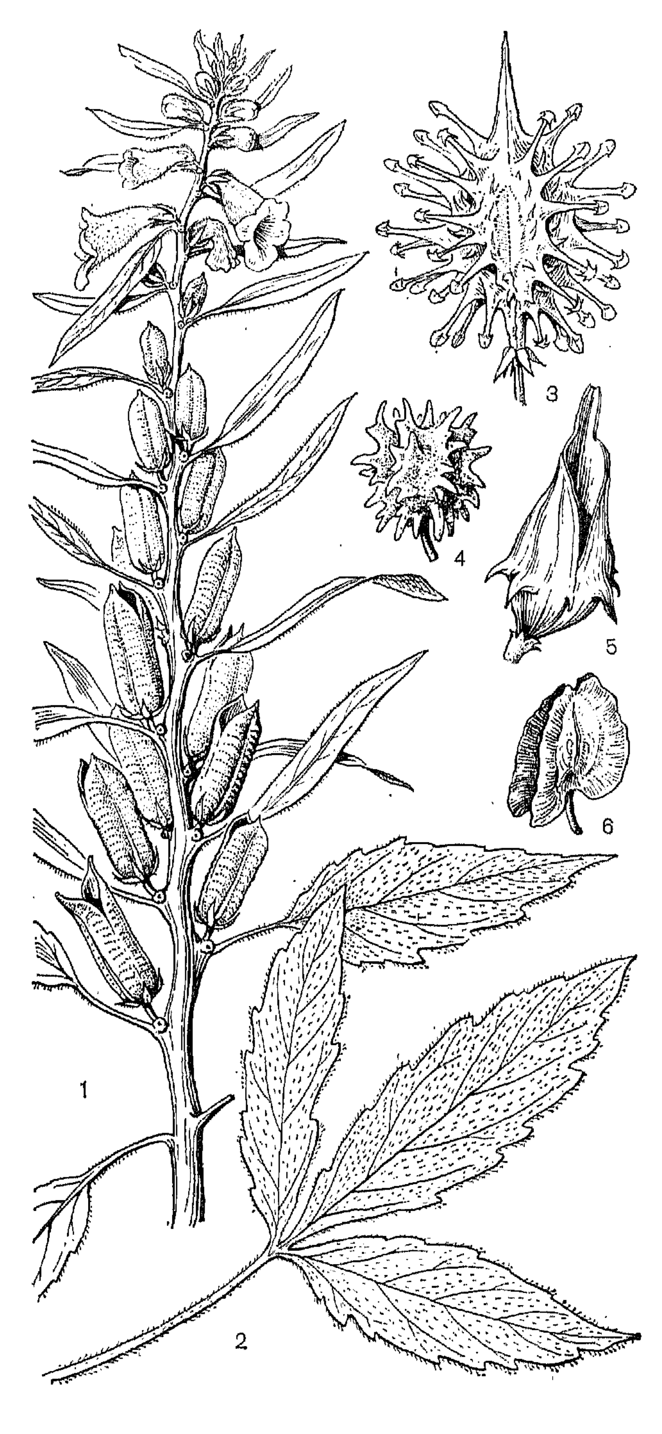



Рис. 225. Педалиевые.

Кунжут индийский (Sesamum indicum): *1* — ветвь с цветками и плодами; *2* — стеблевой лист. Плоды педалиевых: *3* — ункарина звездочконосная (Uncarina stellulifera); *4* — жозефиния крупноцветковая (Josephinia grandiflora); *5* — педалиум колючий (Pedalium murex); *6* — птеродискус прекрасный (Pterodiscus speciosus).

растениях, развитие паразита возобновляется в следующем году из новых клубеньков, образующихся в результате повторных внедрений вторичных гаусториеобразующих органов в корни растения-хозяина. У *пучкоцвета трубкоцветкового* (Phacellanthus tubiflorus), паразитирующего на корнях ясеня, система вторичных гаусториеобразующих органов формирует густую сеть, из которой в отдельные годы возникает сразу до нескольких десятков побегов, принадлежащих к одной особи.

У представителей некоторых родов заразиховых клубеньки существуют в течение ряда лет и дают начало все новым и новым подземным побегам. Последние, правда, зацветают не каждый год, так как из зачатков побегов здесь развиваются обычно мощные растения. У некоторых видов *цистанхи* (Cistanche) стебли достигают в высоту 1—1,5 м. На развитие таких побегов требуется как минимум 2—3 года. Поэтому «клубенек» цистанхе иногда весит более 10 кг. Напротив, у *маннагеттеи* (Mannagettaea) стебли крайне редуцированные, подземные, на поверхности почвы бывают видны лишь соцветия этого растения.

Цветки заразиховых располагаются в пазухах прицветников (иногда еще с прицветничками), обычно сходных по форме и строению с чешуевидными листьями, образуя конечные колосовидные, кистевидные, метелковидные, реже щитковидные или головковидные соцветия боковцветного типа. У южноазиатской *эгинетии* (Aeginetia) и у некоторых американских заразих очень короткие стебли заканчиваются кистью с немногими цветками на очень длинных цветоножках, а у видов распространенного в Крыму, на Кавказе и в Передней Азии рода *дифелипея* (Diphelypaea) стебель несет лишь один, очень редко два крупных цветка (рис. 226, табл. 59). Чашечка очень разнообразна по строению. Так, в пределах обширного рода заразих чашечки варьируют от колокольчатых, 4—5-зубчатых до расщепленных на 2 цельных или двузубчатых сегмента. Сростнолепестный пятичленный венчик обычно имеет трубчатую, воронковидную или колокольчатую форму. У цистанхе он еще близок к актиноморфному, пятилопастный, но у большинства родов семейства он зигоморфный и обычно двугубый. У южноазиатской *христисонии трубчатой* (Christisonia tubulosa) голубые венчики достигают в длину 7,6 см, а у дифелипеи ярко-красные или желтые венчики могут быть длиной до 5 см.

Тычинок в цветке заразиховых обычно 4, редко 3 (у *тиенмуйи* — Tienmuia), прикрепленных к трубке венчика близ ее середины или ниже, чередуясь с лопастями или зубцами венчика. Пятая тычинка отсутствует, реже превращена в стаминодий, как у *заразихи одноцветковой* (Orobanche uniflora).

Заразиховые имеют паракарпный гинецей, состоящий из 2, реже 3 или 4 (у *копсиопсиса* — Kopsiopsis) плодолистиков. Столбик заканчивается головчатым, воронковидным или 2—4-лопастным рыльцем. Завязь верхняя, одногнездная (лишь у христисонии и бошнякии — Boschniakia — близ основания двухгнездная), с 2—6, но обычно с 4 париетальными плацентами, несущими многочисленные семязачатки. У большинства видов плод — коробочка, раскрывающаяся двумя, реже тремя створками, у пучкоцвета плод ягодообразный. Семена содержат богатый крахмалом и маслами эндосперм и редуцированный зародыш.

Семейство заразиховых включает 13 родов и около 200 видов, распространенных очень широко, но крайне неравномерно. В Европе, Азии и северной части Африки встречается около 90% всех видов семейства, особенно многочисленных в Евразии, от Канарских островов и Пиренейского полуострова до Гималайских гор. В южном полушарии заразиховые почти отсутствуют. Не считая заносных из Европы, здесь встречаются только немногие виды заразихи в Австралии и Южной Америке. Тропики также бедны заразиховыми. В горных районах таежной зоны Азии и Северной Америки широко распространена паразитирующая на некоторых видах ольхи *бошнякия русская* (Boschniakia rossica), заходящая в низкоширотные районы Арктики. В Северной Америке, кроме того, встречаются 2 эндемичные секции заразихи и 3 эндемичных рода: *конофолис* (Conopholis), *эпифагус* (Epifagus) и *копсиопсис*.

Многочисленные (около 140) виды заразих (Orobanche, табл. 59) обитают в различных растительных группировках, за исключением болот, лесов таежного типа и тундры. Особенно много их на каменистых и мелкоземлистых склонах гор с травянистой, кустарничковой или кустарниковой растительностью. Среди них имеются как строгие монофаги, например паразитирующая на плюще *заразиха плющевая* (Orobanche hederae), так и виды, имеющие растений-хозяев из многих семейств, например *заразиха ветвистая* (Orobanche ramosa). Из других родов семейства виды цистанхи приурочены в основном к пустыням и полупустыням, паразитируя на кустарниках или кустарничках семейства лебедовых (в том числе на саксауле), а также на тамариске и джузгуне. Их высокие толстые стебли, несущие густые колосовидные соцветия, выглядят очень эффектно среди пустынной растительности. В полупустынях Центральной Азии, заходя и на территорию СССР, встречаются виды

маннагеттеи (рис. 226, *6*), паразитирующие на карагане (Caragana). В лесах обитают такие замечательные во многих отношениях роды заразиховых, как азиатские эгинетия и христисония (первый из них паразитирует на однодольных, главным образом на злаках), восточноазиатский пучкоцвет (рис. 226, *7*, *8*), обычно паразитирующий на ясене, североамериканские конофолис и эпифагус, паразитирующие на таких лесообразующих породах, как дубы и буки.

Система заразиховых пока еще недостаточно разработана. Кроме того, все еще остаются неясными границы между заразиховыми и близким к нему семейством норичниковых, где также имеются облигатные паразиты, лишенные хлорофилла (например, петров крест).

Цветки многих заразиховых протогиничны: гинецей созревает раньше, чем пыльники. Однако в роде заразиха преобладают гомогамные цветки и потому самоопыление вполне возможно. Опылителями заразиховых обычно являются шмели, пчелы и другие перепончатокрылые. Приспособления, способствующие опылению, еще недостаточно изучены. К ним, вероятно, относятся мешковидные или шпорцевидные придатки пыльников эгинетии и христисонии. Некоторые виды заразих имеют приятный запах — дополнительное средство привлечения насекомых-опылителей. Разветвленные колосовидные соцветия североамериканского эпифагуса обычно имеют 2 вида цветков: клейстогамные и хазмогамные. Клейстогамные цветки имеют небольшой замкнутый венчик, всегда фертильны и располагаются в нижней части соцветий (иногда еще и в верхней). Хазмогамные цветки, располагающиеся в средней или верхней части соцветий, имеют открытый двугубый венчик, но плодоносят крайне редко. Развивающиеся под землей клейстогамные цветки отмечались еще у западносредиземноморского вида *цистанха фелипея* (Cistanche phelypaea).

Мелкие и легкие семена заразиховых распространяются с помощью ветра и дождевых капель. У пучкоцвета лесными животными распространяются плоды, заполненные клейкой пульпой, в которую погружена масса мельчайших семян. Засохший венчик часто долго сохраняется при плодах, препятствуя быстрому рассеиванию семян. Сухие стебли многих заразих с еще содержащими семена плодами могут переноситься ветром, рассеивая семена по способу перекати-поле.

Некоторые виды заразих принадлежат к числу злостных сорняков, значительно снижающих урожаи сельскохозяйственных культур. Это особенно относится к *заразихе кумской* (Orobanche cumana), в изобилии развивающей-

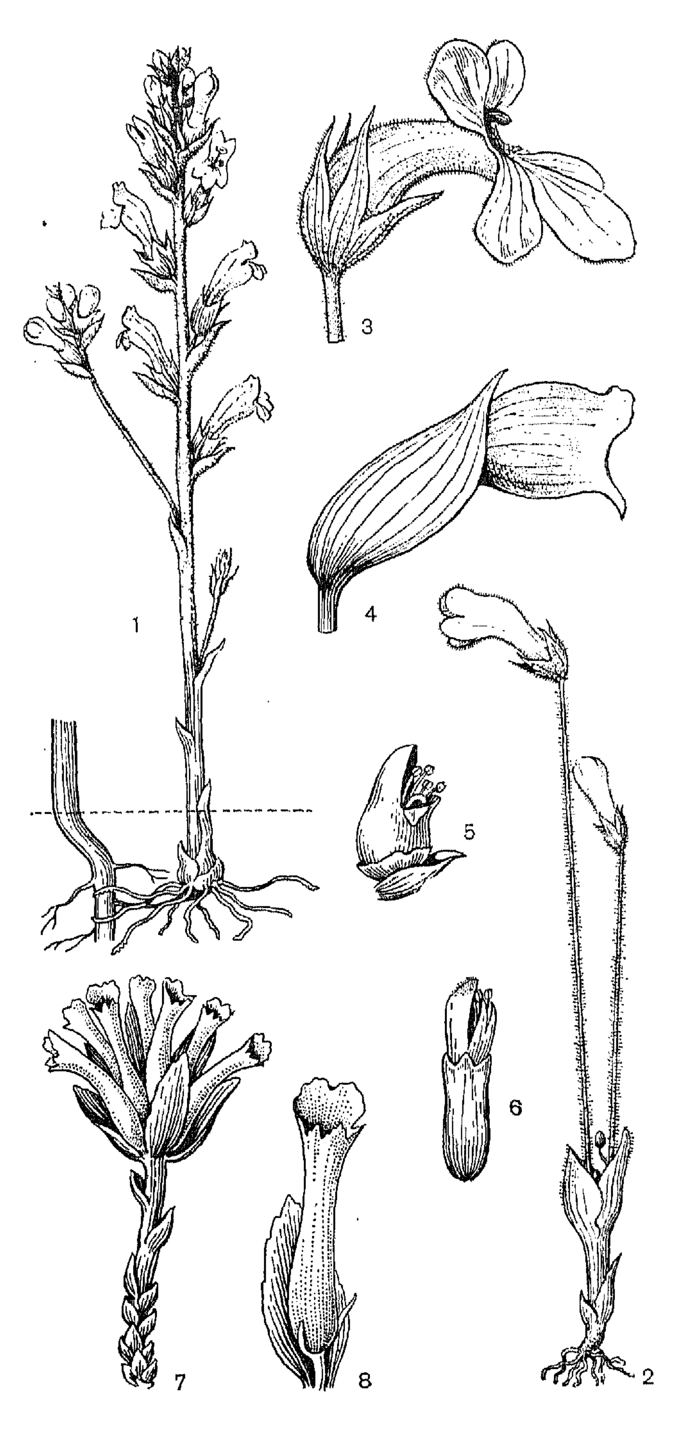
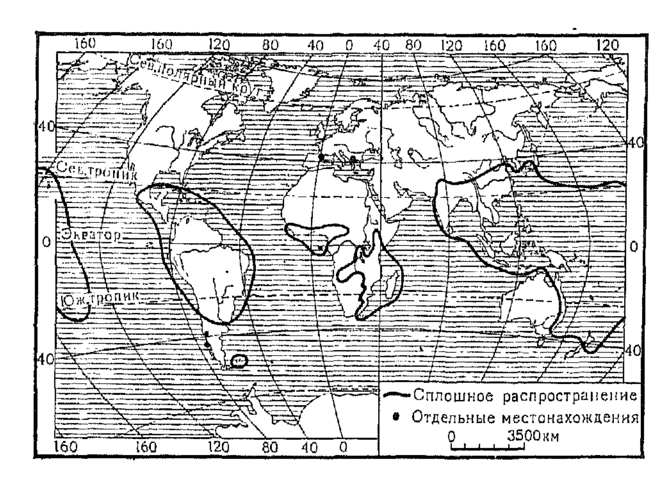



Рис. 226. Заразиховые.

Заразиха ветвистая (Orobanche ramosa): *1* — общий вид растения. Заразиха одноцветковая (O. uniflora): *2* — общий вид растения. Дифелипея красная (Diphelypaea coccinea): *3* — цветок. Эгинетия индийская (Aeginetia indica): *4* — цветок. Бошнякия русская (Boschniakia rossica): *5* — цветок. Маннагеттея иркутская (Mannagettaea ircutensis); *6* — цветок. Пучкоцвет трубкоцветковый (Phacellanthus tubiflorus): *7* — общий вид растения; *8* — цветок.




Карта 14. Ареал семейства геснериевых.

ся на полях подсолнечника, *заразихе египетской* (O. aegyptiaca), паразитирующей главным образом на бахчевых культурах, реже на помидорах, табаке, картофеле и других культивируемых растениях, *заразихе ветвистой* (O. ramosa, см. рис. 226) и *заразихе Мутеля* (O. mutelii), поражающих капусту, помидоры, табак, коноплю и другие культуры. Кормовым культурам из семейства бобовых (люцерне, клеверу и др.) иногда вредят *заразиха желтая* (O. lutea), *заразиха малая* (O. minor) и *заразиха городчатая* (O. crenata). В Юго-Восточной Азии некоторый ущерб плантациям сахарного тростника иногда наносит *эгинетия индийская* (Aeginetia indica). Этот вид имеет крупные ярко окрашенные цветки, и в некоторых странах введен в культуру в качестве декоративного растения. Из видов флоры СССР очень декоративны виды дифелипеи, имеющие крупные ярко-красные, реже желтые цветки. Успешные попытки введения их в культуру на альпийских горках уже были. Серебристая от войлочка зелень растений-хозяев (обычно розеткообразующих васильков из секции псефеллус) очень хорошо сочетается с ярко-красными цветками дифелипеи.

## СЕМЕЙСТВО ГЕСНЕРИЕВЫЕ (GESNERIACEAE)

В семействе около 130 родов и 2000 видов. Оно имеет широкий ареал, занимающий в основном тропические и субтропические области Азии, Африки, Америки и Восточной Австралии, а также Мадагаскар и Новую Зеландию. Представители семейства встречаются и в теплоумеренных зонах Восточной Азии, Южной Америки и в Западной Европе (карта 14).

По внешнему виду геснериевые очень различны: от мелких трав до небольших деревьев. Преобладают многолетние мягковолосистые травы, но много и наземных или эпифитных полукустарников, реже встречаются лианы и кустарники. Стебли геснериевых сочные, со временем одревесневающие, обычно с моноподиальным ветвлением. У тропических трав Старого Света встречаются прямостоячие стебли, утолщенные в основании и слегка сбежистые к вершине. Они не обладают хорошо развитым корнем. Укороченные стебли с прикорневой розеткой листьев характерны для геснериевых горных субтропических или умеренных районов Старого Света. Геснериевые с ползучими или вьющимися стеблями встречаются у представителей трибы трихоспоровые (Trichosporeae), а стебли с надземными столонами (усами) развиваются у многих американских *эписций* (Episcia, табл. 60). Для американских геснериевых характерно образование подземных клубней (гипокотильного происхождения) или чешуйчатых корневищ.

Листья геснериевых супротивные или мутовчатые, редко очередные, нерасчлененные, цельнокрайные или зубчатые, сочные и часто опушенные, от округлых до ланцетных, со слегка неравнобоким основанием, обычно с перистокраевым жилкованием.

Цветки геснериевых (рис. 227) обоеполые, протандричные, сравнительно крупные, одиночные в пазухах листьев или в различных боковых цветных соцветиях. Они обычно 5-членные, чашечки 5 (реже 4—6)-лопастные. Венчик из 5 лепестков, зигоморфный, колокольчатый, воронковидный или трубчатый, обычно с двугубым отгибом, иногда почти актиноморфный. Андроцей состоит из 4 или 2 тычинок (у *сенполий* — Saintpaulia, *стрептокарпусов* — Streptocarpus, *циртандр* — Cyrtandra, рис. 228, и других, но часто в этих цветках присутствуют стаминодии). У менее продвинутых в эволюционном отношении родов, таких, как *рамонда* (Ramonda), *конандрон* (Conandron), тычинок 5. Гинецей паракарпный, из двух плодолистиков, с простым столбиком и 2-лопастным или головчатым рыльцем. Завязь большей частью одногнездная, редко двугнездная, верхняя (в подсемействе циртандровых — Cyrtandroideae), или полунижняя, или почти нижняя (у большинства представителей подсемейства геснериевых — Gesnerioideae). Плод — коробочка, вскрывающаяся локулицидно или маргиницидно, реже нераскрывающаяся. У циртандр и у некоторых американских геснериевых с верхней завязью (*беслерия* — Besleria, *колумнея* — Columnea, табл. 60, *кодонанта* — Codonanthe) плод — ягода или ягодообразный. Семена многочисленные, мелкие, с прямым зародышем, с эндоспермом или без него.

Цветки геснериевых обычно специализированы для перекрестного опыления при помощи различных опылителей: колибри, летучими мышами

и насекомыми — пчелами, бабочками и молями. Однако у некоторых представителей семейства (особенно у стрептокарпусов) возможно самоопыление. Американские геснериевые, опыляемые колибри, обычно с ярко-красными длиннотрубчатыми цветками, с хорошо развитым нектарным диском или с крупными отдельными желёзками. Изучение вест-индских геснериевых (Л. Ског, 1976) показало тесную приспособленность разных колибри к посещению только одного вида растений, длина трубки венчика которого почти совпадает с длиной носика птиц. Так, для геснерии кубинской (G. cubensis) потенциальным опылителем является *архилохус колубрис* (Archilochus colubris), для *геснерии бесстебельной* (G. acaulis) — антракоторакс манго (Anthracothorax mango). У растений, опыляемых летучими мышами, цветки обычно белые или кремовые, реже пурпурные, с очень обильным нектаром и пыльцой. Венчик таких растений часто с широким зевом, и, очевидно, поэтому на Кубе такие виды *ритидофиллума* (Rhytidophyllum, рис. 229) называют «львиным зевом». Замечено, что крупные цветки (длиной до 7 см) американской лианы *гастерантуса живокостного* (Gasteranthus delphinioides) опыляются в Панаме пчелами-эвглоссами. С. Фогелем (1966) был описан особый случай опыления среди двудольных растений у протандричной *глоксинии многолетней* (Gloxinia perennis, рис. 230). Цветок ее посещается самцами тропической пчелы эвлемы черной (Eulaema nigrita). У основания светло-сиреневого венчика глоксинии заметно темное пятно. Здесь расположены железистые клетки (осмофор), содержащие душистое, сильно пахнущее вещество. Пчела летит на цветок, привлекаемая тяжелым тминно-ментоловым запахом (сходным с запахом некоторых орхидей), и заползает в венчик с целью собрать душистое вещество, которое в дальнейшем играет важную роль при копуляции и может быть отнесено к половым аттрактантам цветка (см. Жизнь растений, т. 5, кн. I, с. 66). В тот момент, когда пчела находится в цветке, она осыпается пыльцой.

Перелетая, пчела попадает в цветок с развитым рыльцем. Здесь она задевает рыльце и происходит перекрестное опыление. Пчела же, собрав душистое вещество, выпускает его в воздухе, создавая как бы ароматное облачко, привлекающее самок, после чего происходит копуляция.

В семействе среди разнообразных способов рассеивания диаспор (в основном семян и ягод) преобладают два — анемохорный и зоохорный. Мелкие семена геснериевых легко разносятся ветром. У эпифитных полукустарников Южной и Юго-Восточной Азии (у *эсхинантусов* —

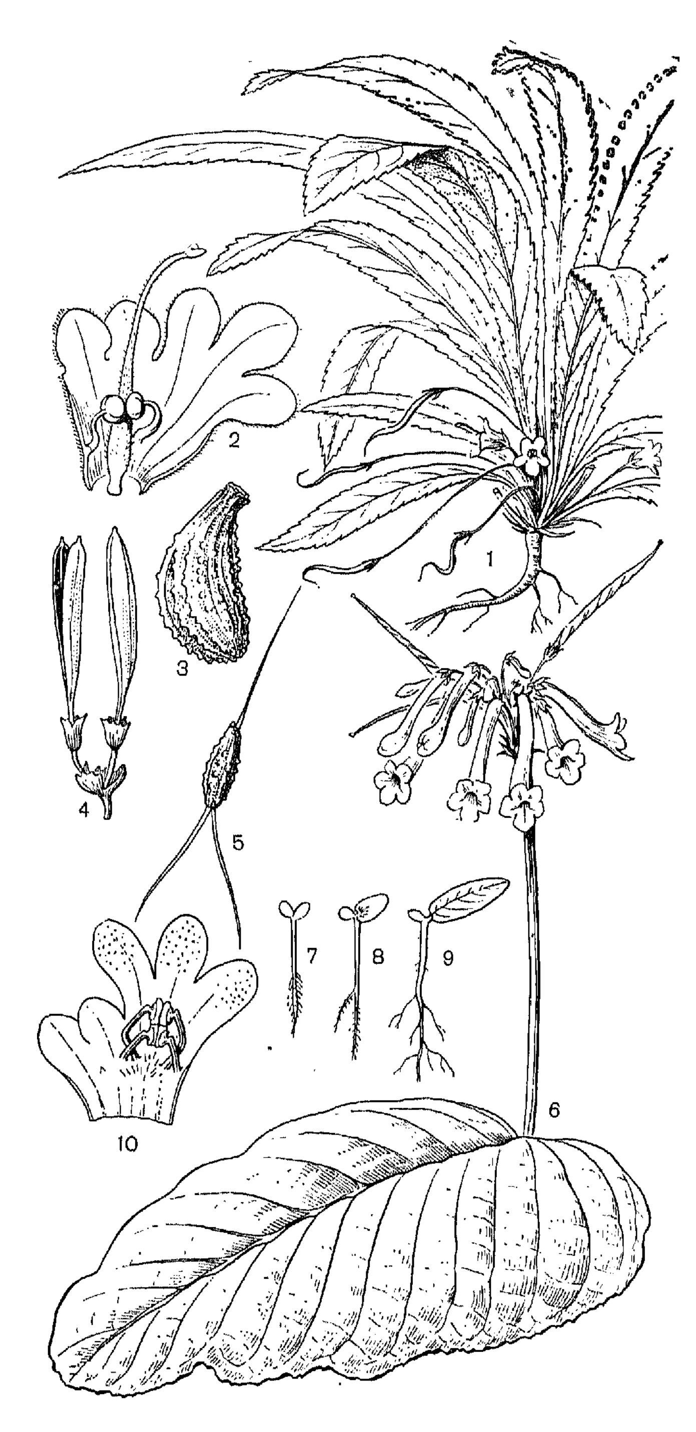



Рис. 227. Геснериевые.

Дидимокарпус стройночешуйчатый (Didymocarpus gracilipes): *1* — общий вид растения; *2* — цветок в развернутом виде. Дидимокарпус крупнолистный (D. macrophylla): *3* — семя; *4* — коробочки. Эсхинантус паразитический (Aeschynanthus parasiticus): *5* — семя. Стрептокарпус трубчатоцветковый (Streptocarpus solenanthus): *6* — общий вид растения. *7*, *8*, *9* — схема развития однолистных стрептокарпусов. Монофиллея особая (Monophyllaea singularis): *10* — цветок в развернутом виде.

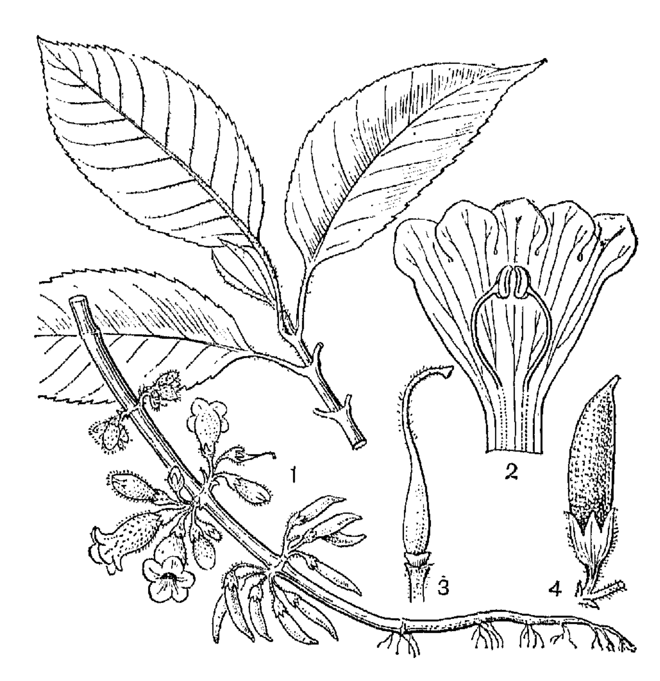



Рис. 228. Циртандра западная (Cyrtandra occidentalis):

*1* — общий вид растения с цветками и плодами; *2* — цветок в развернутом виде; *3* — гинецей; *4* — плод.

Aeschynanthus, *локсостигм* — Loxostigma, *лизионотусов* — Lysionotus) семена приспособлены к полету благодаря волоскам, в несколько раз превышающим длину семян. Путь расселения отдельных видов на островах Вест-Индии иногда связывают с направлением сильных ветров и считают, что семена некоторых геснериевых во время ураганных ветров были перенесены с острова Пуэрто-Рико на остров Гаити, а затем на Кубу. У полукустарника Южной Азии *беики нитевидной* (Boeica filiformis) створки коробочки при вскрывании плода остаются соединенными на верхушке и при основании. При раскачивании стеблей или коробочек мелкие семена легко вылетают и разносятся ветром. Здесь как бы сочетаются баллистические и анемохорные приспособления. Спиральное скручивание коробочек у стрептокарпусов, очевидно, способствует активному разбрасыванию семян. Для плодов монотипного рода *каролофричии* (Carolofritschia) характерна базиокарпия. Мелкие коробочки этого растения, обитающего в девственных лесах Камеруна, расположены у основания стеблей. Поедая сочные плоды геснериевых, птицы также способствуют их распространению. Возможно, этим объясняется обширный ареал рода *циртандра* (Cyrtandra, 600 видов), на островах Юго-Восточной Азии, Океании и в прибрежной Восточной Австралии. В семействе встречается и мирмекохория. Она замечена у тропических американских эпифитных *кодонант* (Codonanthe), поселяющихся на муравейниках. Семена у кодонант крупные, с ариллусовидными придатками (Л. И. Иванина, 1967).

Геснериевые преимущественно мезофильные растения. Наибольшее видовое разнообразие их связано с тропическими вечнозелеными лесами. Они обитают в тенистых ущельях, на террасах рек и вблизи водопадов, на сырых скалах или растут на стволах деревьев в районах с частой облачностью, дождями и туманами. В Америке геснериевые встречаются преимущественно до 1200 м, реже до 2400 м (и до 3500 м) над уровнем моря. В Гималаях и в горах Китая они обычно поселяются на высоте от 2000 до 3000 м. Произрастают они и в горных листопадных лесах и кустарниковых зарослях, а в Африке (на восточных склонах Драконовых гор) и среди кустарниково-ксерофитной растительности. В Карибской и других флористических областях Америки в районах с наличием сухого и влажного сезонов года или в переменно-влажных лесах растения имеют ряд приспособлений для сохранения воды и питательных веществ. У *ахименесов* (Achimenes), *колерий* (Kohleria, табл. 61), глоксиний для этой цели служат мясистые чешуйчатые корневища, а у *синнингий* (Sinningia) и *рехштейнерий* (Rechsteineria) — подземные клубни.

В семействе выделяют обычно 2 подсемейства: циртандровые (Cyrtandroideae) и собственно геснериевые (Gesnerioideae). Растения из подсемейства циртандровые произрастают в основном в Старом Свете и отличаются биологическими особенностями роста и развития. После прорастания семян у них развиваются неравные семядоли (анизокотилия). Первичные корни нередко отмирают в ювенильной стадии, их сменяют придаточные. Особый интерес среди двудольных представляет онтогенез однолистных стрептокарпусов и *монофиллей* (Monophyllaea, 34 южноазиатских вида, см. рис. 227). К стрептокарпусам относится около 140 видов, обитающих в основном в горах Экваториальной и Южной Африки, на Мадагаскаре и Коморских островах, а также в Таиланде и Бирме. У монокарпических стрептокарпусов и у монофиллей одна семядоля после прорастания семян не развивается и отмирает, а другая продолжает расти. В месте перехода гипокотиля в главную жилку затем появляется соцветие. Семядольный лист у *стрептокарпуса Купера* (S. cooperi) достигает в длину 70 см, а у *монофиллеи Вильдена* (M. wildeana) — 100 см.

В горах Западной Европы в необычном для геснериевых климате (зимы с отрицательными температурами, а лето с засушливыми периодами) встречаются три рода этого семейства. В Пиренеях и на Балканском полуострове про-

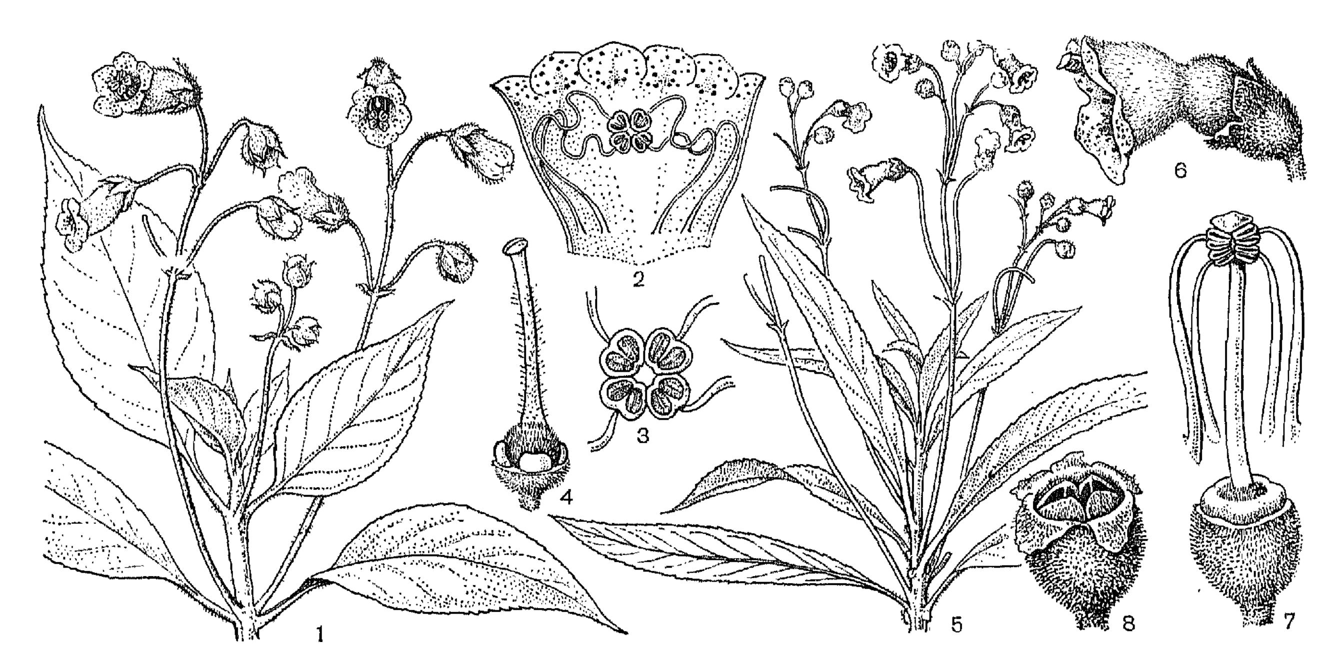



Рис. 229. Геснериевые.

Капанея крупноцветковая (Capanea grandiflora): *1* — ветвь с цветками; *2* — раскрытый венчик с андроцеем; *3* — пыльники; *4* — гинецей. Ритидофиллум войлочный (Rhytidophyllum tomentosum): *5* — ветвь с цветками; *6* — цветок; *7* — гинецей и андроцей; *8* — плод.

израстают *рамонды* (Ramonda, 3 вида), на Фессалийском Олимпе обитает *янкея* (Jankaea, монотипный род), а в Родопских горах и в более южных горах Балканского полуострова встречаются *габерлеи* (Haberlea, 2 вида). Рамонды растут и в тенистых лесах, и в полностью высыхающих ущельях на известняках. Они обладают редкой для цветковых растений особенностью (пойкилогидрией): находясь в засушливый период в почти воздушносухом состоянии, после увлажнения вновь продолжают жизнедеятельность.

В ботаническом саду в Ленинграде *рамонда Наталии* (R. nathaliae) и *рамонда миконская* (R. myconi, табл. 60) переносят суровые зимы и обычно цветут с июня до середины августа.

Геснериевые имеют исключительно декоративное значение. Многие из них давно уже признаны ценными красиво цветущими растениями. Особенно широко известны тропические «глоксинии», которыми называют гибридные *синнингии* (Sinningia, табл. 61) и «африканские фиалки», или сенполии. Они входят в основной ассортимент цветочных хозяйств мира. К роду синнингия сейчас присоединяют и большинство видов рехштейнерий, и тогда среди них насчитывают 75 видов, распространенных в тропических районах Америки. Наиболее часто разводят гибриды *синнингии прекрасной* (S. speciosa), размножая их семенами, делением корней или черенками.

Не менее излюбленными в комнатном цветоводстве являются долго цветущие сенполии. В Америке обществом любителей африканских фиалок зарегистрировано более 1200 сортов, относящихся к гибридам *сенполии фиалкоцветковой* (Saintpaulia ionantha). Все виды сенполий (около 20) произрастают в Восточной Африке в Усамбарских и Улугурских горах вблизи водопадов, на террасах рек, в окружении водяной пыли или тумана. В цветоводческих хозяйствах и ботанических садах многих стран культивируют ахименесы, колерии, колумнеи, эписции, *кодонанту грациозную* (Codonanthe gracilis), *рехштейнерию пурпуровую* (R. cardinalis, табл. 61), стрептокарпусы, эсхинантусы и др.

## СЕМЕЙСТВО ПОДОРОЖНИКОВЫЕ (PLANTAGINACEAE)

В семействе подорожниковые 3 рода и около 265 видов, распространенных в умеренных областях обоих полушарий с немногими видами в тропиках.

Подорожниковые обычно многолетние или однолетние травы, иногда кустарнички. Листья обычно очередные или реже супротивные. Цветки в головках или колосьях, актиноморфные, обоеполые. Чашечка 4-лопастная или 4-раздельная. Венчик обычно 4-лопастный, редко 3-лопастный. Тычинок обычно 4 или

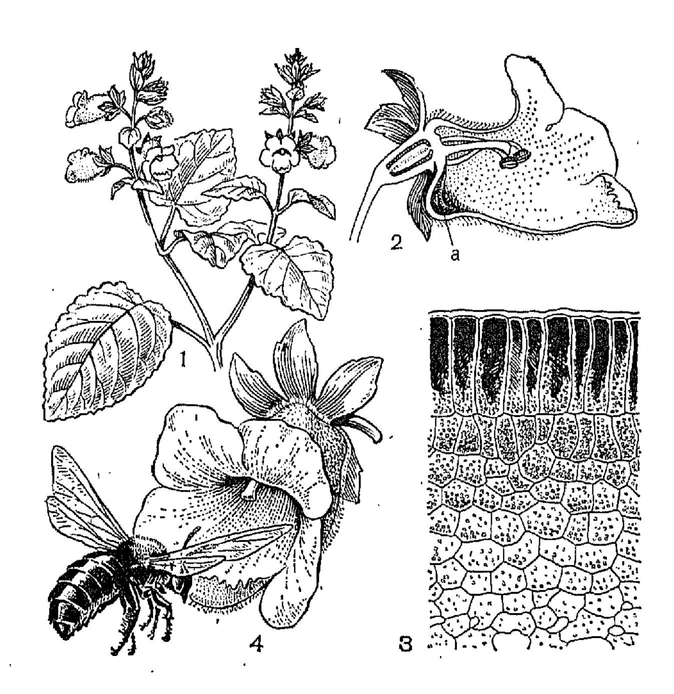



Рис. 230. Глоксиния многолетняя (Gloxinia perennis):
*1* — ветвь с цветками; *2* — разрез цветка (*а* — осмофор); *3* — продольный разрез через железистые клетки осмофора; *4* — цветок и опылитель эвлема черная (Eulaema nigrita).

редко 1—2, прикрепленных к трубке венчика. Гинецей из 2 плодолистиков с тонким столбиком с 2-лопастным рыльцем; завязь верхняя, 2-гнездная или 1-гнездная. Эндосперм целлюлярный. Плод — перепончатая коробочка, раскрывающаяся поперечной щелью, или ореховидный, окруженный остающейся чашечкой. Семена обычно с маленьким зародышем и мясистым эндоспермом.

*Подорожник* (Plantago) — самый большой (260 видов) род семейства, распространенный в умеренных областях обоих полушарий и лишь отдельные виды — в тропиках. Большинство подорожников — многолетние растения, однако встречаются и однолетники, например *подорожник лузитанский* (P. lusitanica) или *подорожник заячий* (P. lagopus) из Западного Средиземноморья, некоторые подорожники Западной Азии и Южной Америки. В пустынях Северной Африки встречается своеобразный кустарниковый *подорожник мавританский* (P. mauritanica, рис. 231) с головчатыми соцветиями и стеблями, олиственными пучками линейных листьев.

Другой род — *побережник* (Littorella) — распространен в Европе, на островах Атлантического океана и в умеренных районах Южной Америки (3 вида). *Побережник озерный* (L. lacustris) встречается по берегам прудов, озер и морским побережьям на затопляемых водой местах, в результате чего у него выработались две формы — водная и сухопутная. Сухопутная форма имеет розетку узких дорсивентральных листьев длиной до 5 см. Из пазух листьев на длинной ножке выходит один мужской цветок и два сидячих женских, которые созревают до появления тычинок. Водная форма внешне похожа на шильник, или полушник (Isoëtes, см.: Жизнь растений, т. 4, с. 118), имеет розетку цилиндрических более длинных листьев и размножается только вегетативно.

Третий род семейства — монотипный род *бугиера* (Bougueria) — эндемичен для Анд Южного Перу, Боливии и Северной Аргентины.

Для большинства подорожниковых характерно ветроопыление. Сразу после растрескивания пыльников, пока еще из них не высыпалась вся пыльца, некоторые подорожники (например, *подорожник ланцетный* — P. lanceolata) посещают пчелы и мухи. Насекомые садятся на колоски, ползают по ним и на лапках собирают пыльцу, а при перелете с соцветия на соцветие осуществляют перекрестное опыление. Если же пыльцы в пыльниках больше нет, то насекомые на соцветия не садятся.

Подорожники находят применение в народной и официальной медицине. Семена подорожников при намокании и отваривании дают массу слизи, которую используют в медицине и в промышленности. Широко известны семена *подорожника блошиного* (P. psyllium), распространенного от Западного Средиземноморья до Индии, которые используют в производстве шелковых и хлопчатобумажных тканей, для глянцевания цветной бумаги, в типографском деле, для приготовления мороженого и как наркотическое средство. Этот и близкий к нему вид *подорожник яйцевидный* (P. ovata) из Ирана культивируют в Индии и Японии, собирая по 2 урожая в год; их семена экспортируют в западноевропейские страны и в США.

Для приготовления салатов и гарниров в Европе издавна культивировался *подорожник оленерогий* (P. coronopus) (его название связано с зубчатой формой края листа). При посеве ранней весной урожай этого подорожника собирают через три месяца. Другие подорожники, в частности наш подорожник ланцетный, используют в приготовлении кормовых травяных смесей.

## СЕМЕЙСТВО ПУЗЫРЧАТКОВЫЕ (LENTIBULARIACEAE)

Все представители этого семейства, насчитывающего 4 рода и более 180 видов, распространенных во всех частях света,— плотоядные растения. Это многолетние и однолетние наземные, реже эпифитные травы с очередными или соб-

ранными в розетки листьями, растущие в воде, на болотах и влажных местах. Цветки у пузырчатковых зигоморфные, обоеполые, собранные в кистевидные или колосовидные соцветия или одиночные, как, например, у *жирянки* (Pinguicula). Чашечка у пузырчатки двулопастная или 4—5-лопастная, остающаяся при плодах. Двугубый венчик с короткой трубкой снабжен при основании шпорцем или мешочковидным придатком. Верхняя губа венчика двулопастная, нижняя — трехлопастная или цельная. Тычинки две, с плоскими расширенными нитями, прикрепленными при основании венчика; пыльники одно- или реже двугнездные. Гинецей из 2 плодолистиков; завязь верхняя, одногнездная, с многочисленными семязачатками; столбик очень короткий, с двулопастным рыльцем, с неравными лопастями. Плод — одногнездная коробочка шаровидной или яйцевидной формы, иногда удлиненная, раскрывающаяся двумя или четырьмя створками и разрывающаяся неправильно; редко плод односемянный, нераскрывающийся. Семена мелкие, со слабо развитым эндоспермом.

Перекрестное опыление у пузырчатковых в умеренной зоне осуществляется насекомыми (пчелами, мухами, журчалками), которых привлекает находящийся в шпорце нектар. Указателем нектара для насекомых у некоторых видов жирянки являются белые или желтые пятна на нижней губе, а у *пузырчатки обыкновенной* (Utricularia vulgaris, рис. 232) — оранжевые полоски на вздутии нижней губы. Так как у жирянок рыльце нависает над пыльниками, насекомое сначала касается головкой воспринимающей поверхности рыльца, оставляя на ней принесенную пыльцу, а затем пыльников, пыльца из которых переносится на другие цветки. У пузырчатки обыкновенной вздутие на нижней губе, служащей местом посадки, плотно закрывает вход в цветок. Под тяжестью насекомого нижняя губа отклоняется вниз, открывая вход в цветок, а тычинки, плотно прилегающие к верхней губе, касаются головы и спинки насекомого. На нижней лопасти рыльца имеются жесткие сосочки, которые, действуя подобно зубцам гребенки, при движении над ними насекомого снимают пыльцу с его волосков. При отсутствии насекомого может происходить самоопыление, благодаря тому что нижняя лопасть рыльца, нависающая над пыльниками, завертывается таким образом, что поверхность рыльца касается пыльников. У жирянок и пузырчаток встречаются и клейстогамные цветки.

Семена большинства представителей семейства распространяются птицами, к ножкам которых они прилипают, или разносятся течением воды. Птицы разносят также части растений и

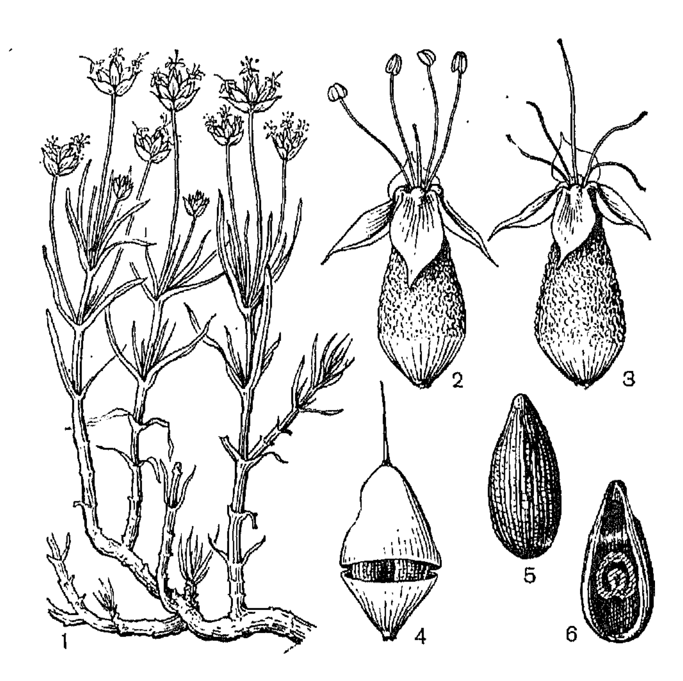



Рис. 231. Подорожник мавританский (Plantago mauritanica):

1 — общий вид растения; 2 — цветок в начальной стадии цветения; 3 — цветок в последующей стадии цветения; 4 — плод; 5, 6 — семя.

зимующие почки. У некоторых видов, как, например, у *пузырчатки жесткой* (U. rigida), поверхность семян покрыта клейким веществом, что препятствует смыванию их течением. Семена эпифитной *пузырчатки мелкополосчатой* (U. striatula) снабжены крючочками, которыми они цепляются за мох. Эпифитная *пузырчатка Манна* (U. mannii) образует несколько тысяч очень мелких семян, сходных по форме с семенами орхидных и распространяющихся ветром.

Самый большой род в семействе — пузырчатка — охватывает более 200 видов, распространенных в основном в восточной части тропической Южной Америки, на севере Центральной Африки, а также в Юго-Восточной Азии и тропической Австралии. Среди представителей рода встречаются наземные формы с цельнокрайними листьями, распространенные в тропической зоне, и водные с рассеченными или перистыми листьями, произрастающие преимущественно в умеренной и отчасти в тропической зоне. В Европе известны только 6 видов, а в нашей стране встречается 8 видов.

Род получил свое название благодаря наличию у него ловчих пузырьков. Пузырьки бледно-зеленоватые, косояйцевидной или шаровидной формы, диаметром от 2 до 5 мм, располагаются на листьях, реже на стеблях растений (см. рис. 232). В пузырьке имеется ротовое отверстие, по краям которого находятся длин-

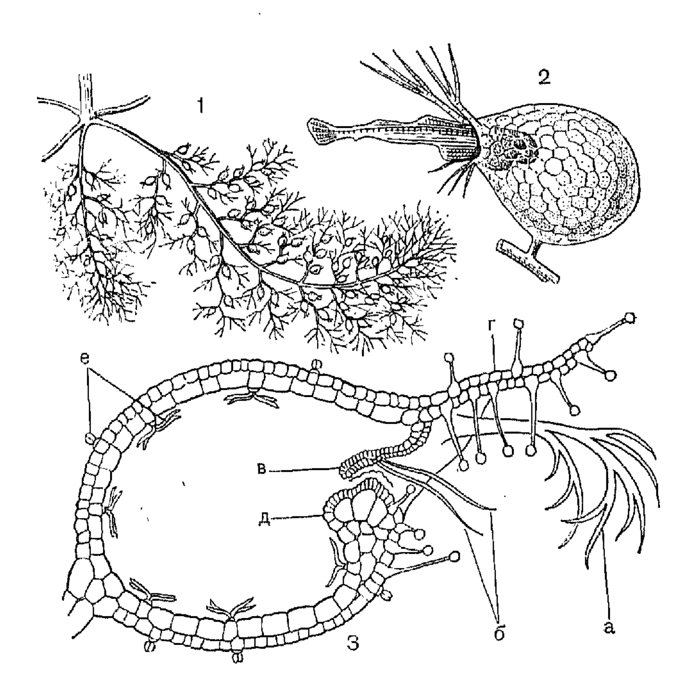



Рис. 232. Пузырчатка обыкновенная (Utricularia vulgaris):

*1* — веточка; *2* — пузырек с добычей; *3* — продольный разрез пузырька (*а* — антенны, *б* — щетинки, *в* — клапан, *г* — верхняя губа, *д* — нижняя губа, *е* — железистые волоски и желёзки).

ные разветвленные волоски, названные Дарвином антеннами, и несколько жестких щетинок. Нижний край отверстия (нижняя губа) утолщен и вдается внутрь пузырька плотным валиком. От верхнего края (верхняя губа) отходит тонкий и очень эластичный клапан, наружная поверхность которого несет большое количество желёзок, выделяющих клейкое вещество и сахар, служащие приманкой для маленьких животных, главным образом личинок, реже взрослых мелких рачков, дафний, циклопов, а также личинок комаров, мелких червей и инфузорий. Иногда в ловушку случайно попадают даже мальки рыб. Клапан открывается при легчайшем прикосновении, и животное с током воды засасывается внутрь. Попав в полость, животное не может выйти обратно, так как клапан тотчас же закрывается и не может быть открыт давлением изнутри. Через некоторое время животное погибает и служит пищей для растения. Продукты пищеварения поглощаются находящимися в пузырьках всасывающими клетками. Внутренняя поверхность пузырька покрыта железистыми волосками, которые выделяют ферменты, участвующие в процессе переваривания захваченных животных. Среди водных форм пузырчатки встречаются свободно плавающие растения, на всех стадиях развития живущие под водой, не прикрепляясь ко дну водоема. К ним относится наиболее широко распространенный вид пузырчатка обыкновенная — растение с погруженными в воду крупными, многократно перистыми листьями, несущими ловчие пузырьки, и выступающим над водой цветоносом с кистью желтых цветков. Некоторые из водных видов, как, например, *пузырчатка Брема* (U. bremii), растут погруженными в воду, образуя бесцветные побеги, которыми растение прикрепляется к субстрату. Водные формы пузырчатки, произрастающие в умеренной зоне, обычно цветут и плодоносят спорадически, размножаясь в основном вегетативно.

Среди тропических видов встречаются эпифиты — растения с крупными листьями и яркими цветками. К ним относятся бразильские виды *пузырчатка почколистная* (U. reniformis), растущая на болоте, на мхах, и *пузырчатка лотосолистная* (U. nelumbifolia), живущая в скоплениях воды в розетках листьев бромелиевых.

Представители другого рода — жирянка, включающего около 45 видов, распространены в Европе, Северной Азии и Северной Америке. Растут они по берегам ручьев, на сфагновых болотах, некоторые из них как эпифиты на мхах и деревьях, например *жирянка ворсистая* (P. villosa) и *жирянка древесная* (P. lignicola). В экваториальной зоне виды жирянки поднимаются в прохладные пояса высоких гор. На территории СССР произрастают 5 видов. Из них наиболее широко распространена *жирянка обыкновенная* (P. vulgaris, рис. 233). Жирянка — единственный род в семействе, представители которого имеют настоящие корни. Пузырьков для ловли насекомых у жирянки нет и эта функция выполняется непосредственно листьями. Листья цельные, относительно толстые, мясистые, светло-зеленые, широкоэллиптические или сравнительно длинные и узкие, образуют прикорневую розетку. На верхней стороне листа находятся многочисленные желёзки на ножках, выделяющие сахаристую слизь, и сидячие желёзки, которые выделяют слизь, содержащую ферменты, переваривающие добычу. Привлекаемые блестящими капельками слизи, насекомые опускаются на лист и прилипают к его поверхности. Раздражение насекомыми поверхности листа вызывает медленное его скручивание, и захваченное таким образом насекомое переваривается.

Наиболее сложно устроена ловушка у представителей близкого к роду пузырчатка по строению цветков и плодов — рода *генлисея* (Genlisea), насчитывающего 15 видов, распространенных в Центральной Америке, Вест-Индии, Африке и на Мадагаскаре. Ловушки генлисеи состоят из отдельных пузырьков с длинными трубочками, оканчивающимися двумя спираль-

но скрученными шиловидными отростками, полость которых открывается посредством длинной щели, разделенной перегородками на множество мелких воронкообразных отверстий. Внутренние стенки отростков покрыты многочисленными щетинками, направленными вниз и препятствующими выходу животных обратно.

Близким к пузырчатке по строению вегетативных органов и устройству ловушки является род полипомфоликс (Polypompholyx).

Практическое значение пузырчатковых невелико. Жирянку обыкновенную издавна применяли в народной медицине. Экстракт жирянки используют в настоящее время как эффективно действующее средство при лечении астмы. Листья жирянки содержат фермент, превращающий свежее молоко в своеобразную тягучую массу (тэтмиелк) — излюбленное блюдо в Северной Скандинавии. Некоторые эпифитные виды пузырчатки с красивыми цветками культивируют в оранжереях вместе с орхидными.

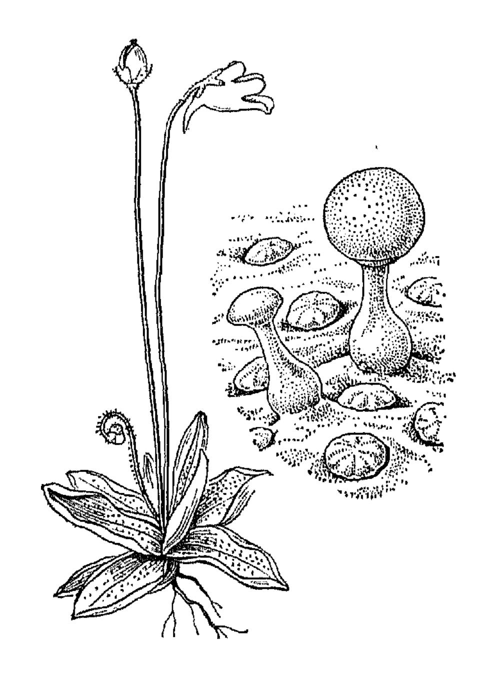


Рис. 233. Жирянка обыкновенная (Pingvicula vulgaris): справа — слизевые желёзки на ножках и пищеварительные сидячие желёзки на поверхности листа.

## СЕМЕЙСТВО МИОПОРОВЫЕ (MYOPORACEAE)

К близкородственному норичниковым семейству миопоровых (рис. 234) принадлежат кустарники, реже небольшие деревья или полукустарники с цельными очередными, реже супротивными, ланцетными или яйцевидными листьями без прилистников. Большинство миопоровых принадлежит к числу ксерофитов, и потому многие из них имеют обильное опушение из железистых или простых волосков. Нередко встречаются также точечные желёзки на листьях и чашечках, особенно у видов *миопорума* (Myoporum). Наиболее ксерофильные австралийские кустарники *эремофила горбатолистная* (Eremophila gibbifolia) и *миопорум солянколистный* (M. salsoloides) имеют сильно редуцированные листья и напоминают по облику некоторые виды солянок.

Цветки миопоровых обоеполые, пятичленные, актиноморфные (у миопорума) или зигоморфные (у эремофилы), обычно одиночные и расположенные в пазухах листьев, реже образующие небольшие верхоцветные соцветия, также расположенные в пазухах листьев. Чашечки часто почти до основания рассечены на 5 лопастей; венчики обычно короткотрубчатые или колокольчатые, нередко густоволосистые. Из 5 прикрепленных к трубке венчика тычинок одна часто видоизменена в стаминодий. Гинецей образован 2 плодолистиками, с простым столбиком и цельным или едва двулопастным рыльцем. 2 первичных гнезда верхней завязи могут делиться ложными перегородками на несколько частей, и завязь становится 3—10-гнездной с 1—8 семязачатками в каждом гнезде.

3 рода и около 140 видов миопоровых распространены преимущественно в Австралии, где они играют заметную роль в ксерофильных кустарниковых зарослях. Кроме того, немногие виды этого семейства встречаются в Новой Зеландии, на Новой Гвинее, в Восточной Азии, Южной Африке, на Маскаренских и Гавайских островах, в Вест-Индии.

Богатые нектаром цветки миопоровых нередко имеют медовый запах и опыляются насекомыми, преимущественно перепончатокрылыми.

Мясистые, костянковидные плоды обычно распространяются птицами — эндозоохорно. Однако имеются виды (например, *эремофила супротивнолистная* — Eremophila oppositifolia), с крупными, сильно расширенными долями остающейся при плодах чашечки и распространяющиеся главным образом с помощью ветра (анемохорно). Плоды у таких видов обычно мелкие и имеют слабомясистый экзокарпий.

Хозяйственное значение миопоровых невелико. Некоторые виды культивируются в качестве декоративных растений в садах и парках, а в умеренно теплых широтах — в оранжереях. *Миопорум плоскоплодный* (Myoporum platycarpum) дает смолу, близкую по возможностям использования к сургучу, а новозеландский *миопорум яркий* (M. laetum), *миопорум гавайский* (M. sandwicense) и австралий-

Рис. 234. Миопоровые.

Миопорум низкий (Myoporum humile): *1* — цветущая ветвь; *2* — цветок. Эремофила длиннолистная (Eremophila longifolia): *3* — цветок; *4* — плод. Эремофила супротивнолистная (E. oppositifolia): *5* — плод с чашечкой.

ская *эремофила Митчелла* (E. mitchellii) доставляют ценную древесину. Некоторые виды миопорума содержат ядовитые вещества с гемолитическим действием (разрушают эритроциты крови) и могут вызвать отравление или падеж скота.

## СЕМЕЙСТВО АКАНТОВЫЕ (ACANTHACEAE)

Семейство акантовых объединяет около 2600 видов, относящихся примерно к 250 родам. В основном это многолетние травянистые растения и полукустарники, широко распространенные в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Около 10 родов, включая большинство крупных, представлены в обоих полушариях. Преобладают в семействе роды небольшие, с ограниченным ареалом. В обширном ареале акантовых выделяются четыре центра наибольшей концентрации родов: Южная и Юго-Восточная Азия, тропическая Африка и Мадагаскар, Южная Америка и Центральная Америка с островами Карибского моря. Несколько видов произрастает на юго-востоке США, 3 вида *аканта* (Acanthus, табл. 62) встречаются в Южной Европе.

Наряду с крупными травами среди акантовых существуют почти бесстебельные растения с прикорневой розеткой листьев, обычны также и кустарники высотой 2—4 м. В подсемействах тунбергиевых (Thunbergioideae) и мендонкиевых (Mendoncioideae) представлены лианы с более или менее одревесневающим стеблем. Встречающаяся на Кубе *оплония карликоволистная* (Oplonia nannophylla) представляет собой кустарничек высотой 4—8 см, а одна из разновидностей *оплонии вооруженной* (O. armata) на Ямайке вырастает небольшим деревом. Кроме этого, лишь два небольших южноамериканских рода — *трихантера* (Trichanthera) и *бравезия* (Bravaisia) — представлены деревьями. *Бравезия цельнокрайняя* (B. integerrima), растущая в болотистых лесах и на сырых лугах,— 18-метровое дерево с ходульными придаточными корнями у основания ствола.

Для многих акантовых характерно простое или железистое опушение, а также присутствие цистолитов в наземных вегетативных органах.

Листья у акантовых простые, супротивные, иногда очень крупные, как у некоторых видов аканта.

Цветки акантовых обоеполые, зигоморфные, собраны в различного рода соцветия, для которых всегда характерно наличие крупных и иногда ярких брактей. Преобладают соцветия типа тирса и различные его модификации. Вследствие недоразвития соцветий у некоторых акантовых наблюдается одиночное распо-

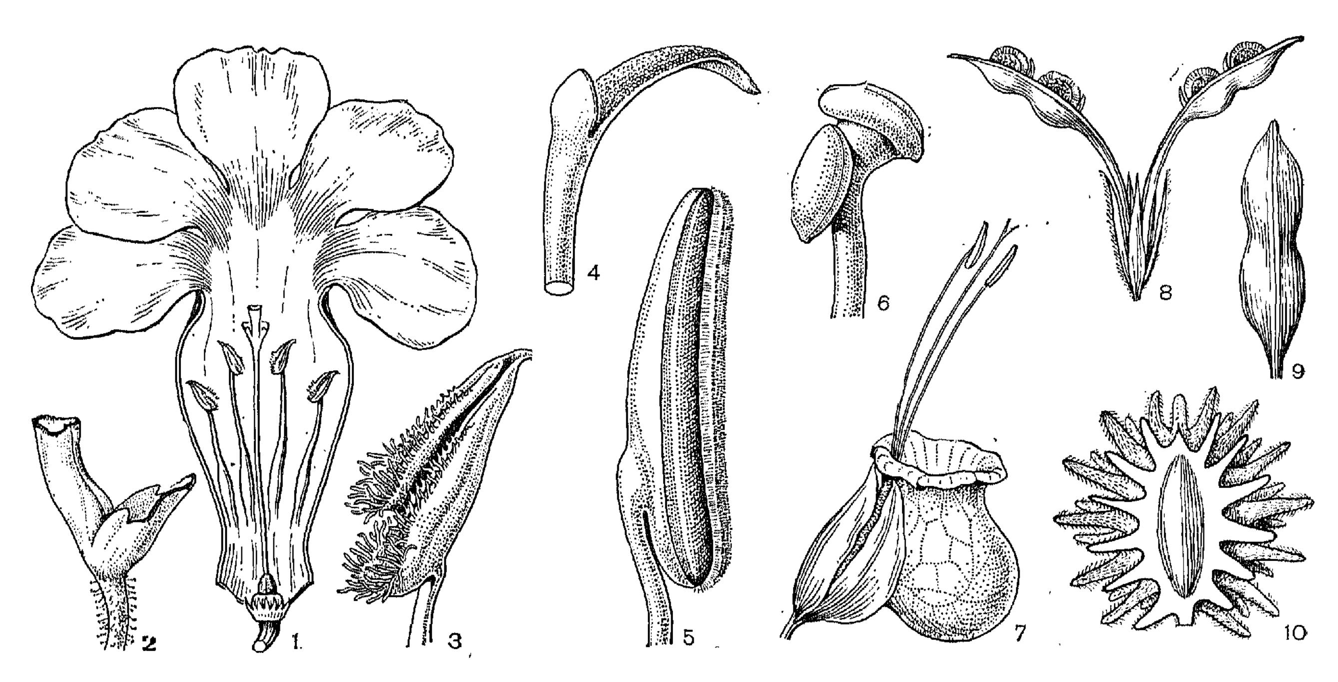



Рис. 235. Акантовые.

Тунбергия родственная (Thunbergia affinis): *1* — цветок в продольном разрезе; *2* — рыльце; *3* — тычинка. Руэллия приятная (Ruellia graecizans): *4* — рыльце. Акант мягкий (Acanthus mollis): *5* — тычинка с опушенными пыльниками. Джастисия американская (Justicia americana): *6* — тычинка с асимметрично расположенными пыльниками. Лоутеридиум Доннелл-Смита (Louteridium donnell-smithii): *7* — цветок. Азистазия гангская (Asystasia gangetica): *8* — раскрывшийся плод. Джастисия разноплодная (Justicia heterocarpa): *9* — раскрывающаяся коробочка; *10* — продольный разрез нераскрывающегося плода.

ложение цветков в пазухах листьев. Иногда укорочение оси соцветия ведет к появлению головчатых соцветий.

Чашечка из 5 (редко из 4 или 3) сросшихся в нижней части долей, у видов *тунбергии* (Thunbergia, *табл.* 62) редуцирована, и ее роль выполняют крупные прицветнички, полностью окутывающие бутон. Лепестки срастаются в трубку различной формы, заканчивающуюся 5-лопастным обычно неправильным отгибом, или венчик двугубый, с двухлопастной верхней и трехлопастной нижней губой. Иногда одна из них не доразвивается. Так, у видов аканта, *блефариса* (Blepharis) и других близких к ним родов венчик состоит только из нижней губы. Тычинок обычно 4 (редко 5), расположенных попарно; при этом одна пара часто имеет более длинные тычиночные нити. Иногда развиваются только две фертильные тычинки, и в таких цветках можно обнаружить 1—3 стаминодия. Пыльники, раскрывающиеся продольной щелью, вокруг которой нередко имеется опушение, задерживающее пыльцу. Иногда пыльники снабжены внизу шпорцевидными выростами. Связник часто расширен, и пыльники могут располагаться несимметрично, на разной высоте (рис. 235). У некоторых видов нижний пыльник меньше или совсем не развит; такие тычинки с одним пыльником имеются, например, у видов аканта. Гинецей из двух плодолистиков. Завязь окружена нектарным диском верхняя, двугнездная, с 2—10 или многочисленными анатропными или амфитропными семязачатками в каждом гнезде. Столбик простой, нитевидный, несет обычно двулопастное рыльце. Форма и размеры лопастей варьируют, нередко одна лопасть расположена выше другой, иногда одна из них не развита (рис. 235). У видов рода оплония наблюдается гетеростилия.

У акантовых преобладает протандрия, и для них характерно насекомоопыление. Опылителей привлекают яркий, разнообразной окраски венчик и прицветники соцветия, обильный нектар, а иногда и экстрафлоральные нектарные желёзки на прицветничках, прицветниках, черешках листьев и на стеблях. Наибольшее значение в опылении акантовых, по-видимому, имеют виды пчел. Пыльники, обращенные друг к другу открывающейся опушенной стороной, держат щеткой волосков пыльцу, пока пчела, пробираясь за нектаром, не раздвинет тычинки. Тогда тело насекомого густо обсыпается пыльцой. Некоторые акантовые обнаруживают высокую специализацию к определенным видам опылителей. Таким примером является *тунбергия крупноцветковая* (Thunbergia grandiflora) из лесов Ассама (Индия) и Бирмы. По

наблюдениям ван дер Пейла (1954), крупные голубые цветки ее доступны лишь пчелам-плотникам из рода ксилокопа (Xylocopa latipes). Широкие тычиночные нити смыкаются, закрывая доступ в нижнюю часть цветка. Крупное сильное насекомое, стремясь к нектару, раздвигает их, а жесткие шпорцы пыльников, прижатые спинкой насекомого, вспарывают пыльники, обсыпая пчелу пыльцой. Более мелкие виды ксилокопы не в силах раздвинуть тычинки и редко посещают эти цветки. У *тунбергии прямостоячей* (T. erecta) и других пчелы облегчают себе добычу нектара, прокусывая венчик снаружи. На цветках тунбергии крупноцветковой их атакуют муравьи, постоянно посещающие нектарные желёзки на прицветничках и редуцированной чашечке, валиком окаймляющей основание венчика. Муравьи вынуждают пчел-плотников забираться внутрь цветка и таким образом способствуют их опылению.

У видов *афеландры* (Aphelandra), *якобинии* (Jacobinia) и *санчесии* (Sanchezia) из лесов тропической Америки в опылении участвуют колибри. Причудливые, с мешковидно вздутой трубкой цветки *лоутеридиума Доннелл-Смита* (Louteridium donnell-smithii) — кустарника из Центральной Америки — посещают и, видимо, опыляют летучие мыши.

У некоторых видов *барлерии* (Barleria), *руэллии* (Ruellia, табл. 62), *блехума* (Blechum), *стенандриума* (Stenandrium) и других родов известна клейстогамия. У видов блефариса установлен апомиксис.

Характерный для акантовых тип плода — двугнездная коробочка, раскрывающаяся двумя створками, в каждой из которых остается половина расщепившейся перегородки (см. рис. 235). Исключение составляют представители подсемейства мендонкиевых, у которых во время развития цветка различимы 2 гнезда завязи, но одно из них дегенерирует и образуется одногнездный нераскрывающийся костянковый плод. У *джастисии разноплодной* (Justicia heterocarpa) из Восточной Африки известно наряду с обычными двугнездными коробочками образование нераскрывающихся плодов с четырьмя зубчатыми крыловидными выростами (рис. 235, *9*, *10*). Эти плоды могут, очевидно, и рассеиваться ветром, и цепляться за шерсть животных.

Господствующий способ распространения семян у акантовых — разбрасывание их в стороны при растрескивании коробочки, чему способствует охватывающий семя снизу крючковидный вырост семяножки, так называемый ретинакулум или якулятор. Французский ботаник Ив Сель (1967, 1969) подробно исследовал механизм раскрытия плода. Открытие коробочки происходит за счет неравномерного высыхания слоев клеток в перегородке. Наружные слои сильно ссыхаются и сокращаются, внезапно разрывая перегородку и весь плод посередине, по центральной жилке плодолистиков. Коробочка открывается толчком, прижатые концы крючковидных выростов с силой отгибаются, действуя как рычаг, и семена, подобно пущенному спортивному диску, выбрасываются в две стороны иногда на десятки метров.

У некоторых видов блефариса, барлерии и других родов, обитающих в засушливом климате, раскрытие зрелой высохшей коробочки происходит только в дождь, когда богатые пектином клетки кончика плода набухают, сцепление их ослабевает и плод так же толчком открывается, разбрасывая семена. Семена многих пустынных видов покрыты или окаймлены шелковистыми гигроскопичными волосками или чешуйками, которые при намокании растопыриваются и набухают, становясь клейкими. Волоски ориентируют семя корешком зародыша к земле и приклеивают их к частицам почвы так, чтобы не смыло водой и не унесло ветром. Прорастают семена пустынных акантовых очень быстро. У *блефариса крупного* (Blepharis grossa) за ночь после намачивания вырастает корень длиной около 3 см. В сухом состоянии семена таких видов могут долго сохранять всхожесть. П. Г. Мейеру (1961) удалось прорастить в Мюнхенском ботаническом саду семена *петалидиума щетинистого* (Petalidium setosum), пролежавшие в гербарии 12 лет.

Благодаря разбрасыванию семян виды акантовых часто образуют сплошные заросли почти без примеси других растений и играют значительную роль в травянистом покрове влажных тропических лесов. Акантовые встречаются во всех тропических и субтропических формациях, нередки они в открытых ксерофильных лесах, саваннах и кустарниковых зарослях. Во влажных лесах на склонах Кордильер они поднимаются до 1600—1800 м над уровнем моря, а в Западных Гималаях даже до 2000 м. В то же время акантовые можно найти на морских побережьях: в мангровах восточного полушария образует колючие заросли *акант падуболистный* (A. ilicifolius, табл. 62). Колючие ксерофильные виды блефариса, петалидиума и других родов встречаются в Сахаре, пустынях Южной Африки и Западной Азии. Виды *гигрофилы* (Hygrophila) растут по берегам рек, ручьев и на болотах, частично затопляются и живут как водные растения. Некоторые виды руэллии, джастисии и других родов, занесенные за пределы своего ареала, стали сорняками во многих тропических и субтропических стра-

нах. Семейство акантовых делят на 5 подсемейств: нельсониевые (Nelsonioideae), которые, подобно норичниковым, имеют многочисленные семязачатки в гнездах завязи; тунбергиевые (Thunbergioideae), имеющие по 2 семязачатка в каждом гнезде; мендонкиевые (Mendoncioideae), у которых одно гнездо завязи не развивается и образуются костянковидные плоды; акантовые (Acanthoideae) с несколькими или двумя семязачатками в гнездах завязи и черепитчатым сложением долей венчика в бутоне; руэллиевые (Ruellioideae), для которых характерно скрученное сложение листочков околоцветника (табл. 62).

Акантовые не имеют большого практического значения. Некоторые виды используют в народной медицине и выращивают как декоративные растения. Форма листьев средиземноморских видов *аканта* лежит в основе архитектурных украшений коринфских и композитных капителей, орнаментации фризов, карнизов и других элементов зданий.

### СЕМЕЙСТВО ХВОСТНИКОВЫЕ (HIPPURIDACEAE)

К семейству относится только один род *водяная сосенка* (Hippuris), состоящий из одного очень полиморфного вида. Водяная сосенка — растение сырых мест и мелководий умеренных широт северного полушария. В СССР широко распространена *водяная сосенка обыкновенная* (H. vulgaris, рис. 236), которая встречается от тундры, где ее охотно поедают олени, до Дальнего Востока и Средней Азии. Это небольшое (высотой 15—20 см) стройное растение с полым неветвящимся стеблем и мутовчатыми линейными листьями. Надводная часть стебля несет мелкие жесткие листья (1—4 см), а подводные листья, тонкие и нежные, могут вытягиваться до 10 см в длину. Гетерофиллия, типичная вообще для водных растений, связана у водяной сосенки с глубиной и, следовательно, с интенсивностью освещения. Выращивая ее в разных условиях, можно получать разные типы листьев: корневищные, ювенильные водные, взрослые водные, ювенильные воздушные и взрослые воздушные. Цветки водяной сосенки упрощены до предела: вместо околоплодника — небольшой валик, тычинка одна, завязь с одним нитевидным рыльцем. Опыление совершается ветром. Плод — костянка с тонким околоплодником. Распространяются плоды водой или птицами, прилипая к ним вместе с илом, чем и объясняется широкое распространение этого растения. Водяная сосенка растет одинаково хорошо и на заболачивающихся низинах, и на мелководьях до глубины 30—40 см, хотя известны ее находки с глубин 1,5—2 м.

## ПОРЯДОК КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ (CAMPANULALES)

### СЕМЕЙСТВО КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ (CAMPANULACEAE)

В семействе более 80 родов и примерно 2300 видов. Колокольчиковые произрастают преимущественно во внетропических областях Старого и Нового Света, но некоторые роды представлены и в тропических странах, особенно в горных районах.

Большинство колокольчиковых — травы, многолетние или реже однолетние, прямостоячие или иногда вьющиеся, наземные или редко водные или эпифиты. Есть среди них также полукустарники и даже древовидные формы. У некоторых родов корни клубневидно утолщенные. Листья очередные или иногда супротивные (*кодонопсис* — Codonopsis, *канарина* — Canarina и некоторые другие), редко мутовчатые (например, у *островскии* — Ostrowskia), цельные, зубчатые, лопастные или редко перистые. Характерно наличие млечников во флоэме листа и стебля, отсутствующих, однако, у рода *сфеноклея* (Sphenoclea). У большинства родов углеводы откладываются в форме инулина. Цветки обычно довольно крупные, в верхоцветных или чаще бокоцветных соцветиях, иногда в густых головках, окруженных оберткой (*букашник* — Jasione и некоторые виды *эдрайантуса* — Edraianthus) или в густых колосьях (сфеноклея и некоторые виды *кольника* — Phyteuma). Нередко цветки одиночные, верхушечные или пазушные (у новогвинейского рода *филлохарис* — Phyllocharis — пазушные цветки эпифилльные, приросшие к средней жилке листа), обычно обоеполые, очень редко однополые (у некоторых видов *колокольчика* — Campanula, *легузии* — Legousia и *лобелии* — Lobelia двудомные), актиноморфные или более или менее зигоморфные, большей частью 5-членные, в большинстве случаев с 2 прицветничками. Лопасти чашечки большей частью свободные, обычно остающиеся. Лепестки более или менее сросшиеся, редко свободные почти до основания, как у кольника и *мишоксии* (Michauxia). Тычинки в одинаковом числе с лепестками, свободные или чаще прикрепленные к основанию венчика, к диску или реже к трубке венчика; нити свободные или более или менее сросшиеся, у основания обычно более или менее расширенные; пыльники интрорзные, свободные (и тогда в бутоне большей частью склеены в трубку) или же довольно плотно спаяны в трубку. Гинецей из 5—2 плодолистиков, с простым или чаще лопастным столбиком,

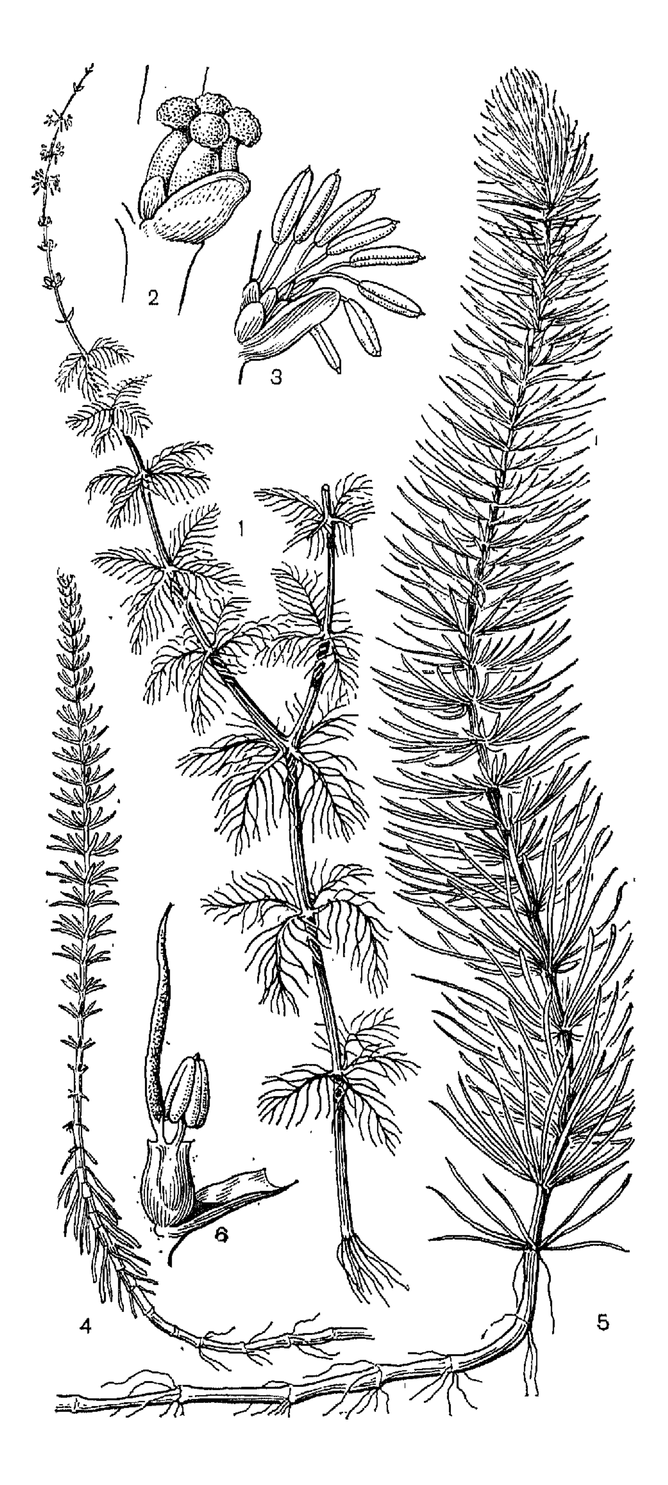



Рис. 236. Сланоягодниковые и хвостниковые.

Уруть колосистая (Myriophyllum spicatum): *1* — общий вид растения; *2* — женский цветок; *3* — мужской цветок. Водяная сосенка обыкновенная (Hippuris vulgaris): *4* — наземная и мелководная форма; *5* — глубоководная форма; *6* — цветок.

который в верхней части, включая наружные стороны лопастей рыльца (а у монотипного кавказского рода *гаделлии* — Gadellia — почти исключительно лопасти рыльца), обычно густо покрыт одноклеточными волосками; завязь обычно нижняя, но иногда более или менее полунижняя, как у кодонопсиса, *валенбергии* (Wahlenbergia), *платикодона* (Platycodon) и некоторых видов лобелии, или даже верхняя, как у азиатского рода *цианантус* (Cyananthus) и некоторых видов кодонопсиса и валенбергии; 2—5-, редко 6—10-гнездная, иногда почти 1-гнездная, обычно с многими семязачатками в каждом гнезде, чаще всего на толстых плацентах; у южноафриканского рода *мерсьера* (Merciera) в 1-гнездной или не полностью 2-гнездной завязи имеется всего 4 базальных семязачатка, а у другого южноафриканского рода — *сифокодон* (Siphocodon) — семязачатки в 3-гнездной завязи висячие с верхушки полости гнезд. У верхушки завязи под основанием столбика находится нектарный диск, который у евразиатского рода *бубенчик* (Adenophora) бывает цилиндрическим, чашеобразным или кольцеобразным. Плоды колокольчиковых очень разнообразного типа. Чаще всего плод — коробочка, иногда спирально скрученная (южноафриканский род *призматокарпус* — Prismatocarpus), вскрывающаяся верхушечными, боковыми или базальными створками или порами, или даже неправильно; реже плод — ягода, редко криночка (сфеноклея и *паришелла* — Parishella) или орехообразный (*перакарпа* — Peracarpa). Семена мелкие, обычно многочисленные, с прямым зародышем и мясистым и обычно обильным эндоспермом.

Большинство колокольчиковых мезофиты, но многие из них гигрофиты или, напротив, ксерофиты. Есть среди них и немногие водные растения, как растущая у нас в европейской части *лобелия Дортманна* (Lobelia dortmanna) или североамериканская монотипная *хаувелия водная* (Howellia aquatica). Большого разнообразия достигли у них формы роста. Хотя большинство колокольчиковых — травы, но среди них довольно много древесных, точнее, древовидных форм. Но и сами травянистые колокольчиковые достаточно разнообразны. Большинство их прямостоячие, но немало и лиан, как некоторые виды кодонопсиса (например, встречающийся у нас в Уссурийском крае *кодонопсис мелковолосистый* — C. pilosula) или африканского рода *цифия* (Cyphia). Есть среди колокольчиковых очень интересные геофиты с клубневидно утолщенным гипокотилем и главным корнем. Таковы, например, роды островския, платикодон, канарина или виды кодонопсиса и цифии. Есть крошечные, почти бесстебельные растения, как

очень редкая малезийская *лобелия Арчболда* (L. archboldiana, рис. 238) и некоторые другие виды этого рода. Встречаются также эпифиты (эпифитный образ жизни часто ведет африканская *канарина Эмина* — C. eminii). Очень разнообразны древовидные колокольчиковые. Оригинальный вид имеет эндемичное для Азорских островов канделябровидное карликовое деревце *азорина Видаля* (Azorina vidalii), достигающая в высоту 2 м. Гораздо более внушительных размеров достигают древовидные лобелии на Гавайских островах; некоторые из них достигают 15-метровой высоты. Причудливый вид имеет растущая на Гавайских островах древовидная *брайамия замечательная* (Brighamia insignis, рис. 238), невысокий мясистый стебель которой увенчан розеткой листьев. Некоторые южноафриканские роды (*роэлла* — Roëlla, ригиофиллум — Rhigiophyllum) имеют эрикоидный облик. Среди древовидных колокольчиковых есть также лианы, как некоторые виды неотропического рода *центропогон* (Centropogon).

Уже начиная с классической работы К. Шпренгеля (1793), опыление цветков колокольчиковых служит объектом интенсивных исследований. Но, несмотря на это, далеко не все группы колокольчиковых изучены в этом отношении достаточно хорошо и на долю будущих исследователей остается много нерешенных вопросов.

Для подавляющего большинства колокольчиковых характерно перекрестное опыление, которое обеспечивается прежде всего обычно очень сильно выраженной у них протандрией. Опылителями являются главным образом крупные пчелиные и бабочки, а также пилильщики, жуки и другие насекомые. Но немало среди колокольчиковых и орнитофильных растений, особенно в Америке, Африке и на Гавайских островах. Одной из наиболее характерных особенностей механизма опыления у колокольчиковых является подача пыльцы столбиком, а не непосредственно пыльником. Это довольно необычное для цветковых растений явление, кроме представителей порядка колокольчиковых, известно еще только для некоторых протейных, калицеровых и сложноцветных.

Семейство колокольчиковых подразделяется на 4 подсемейства — собственно колокольчиковые (Campanuloideae), цифиевые (Cyphioideae), сфеноклеевые (Sphenocleoideae) и лобелиевые (Lobelioideae). Некоторые ботаники считают эти группы трибами, т. е. придают им более низкий таксономический ранг. Другие же, наоборот, рассматривают их в ранге самостоятельных семейств.

Подсемейство собственно колокольчиковые самое крупное по количеству родов, но по числу видов оно уступает лобелиевым. В зависимости

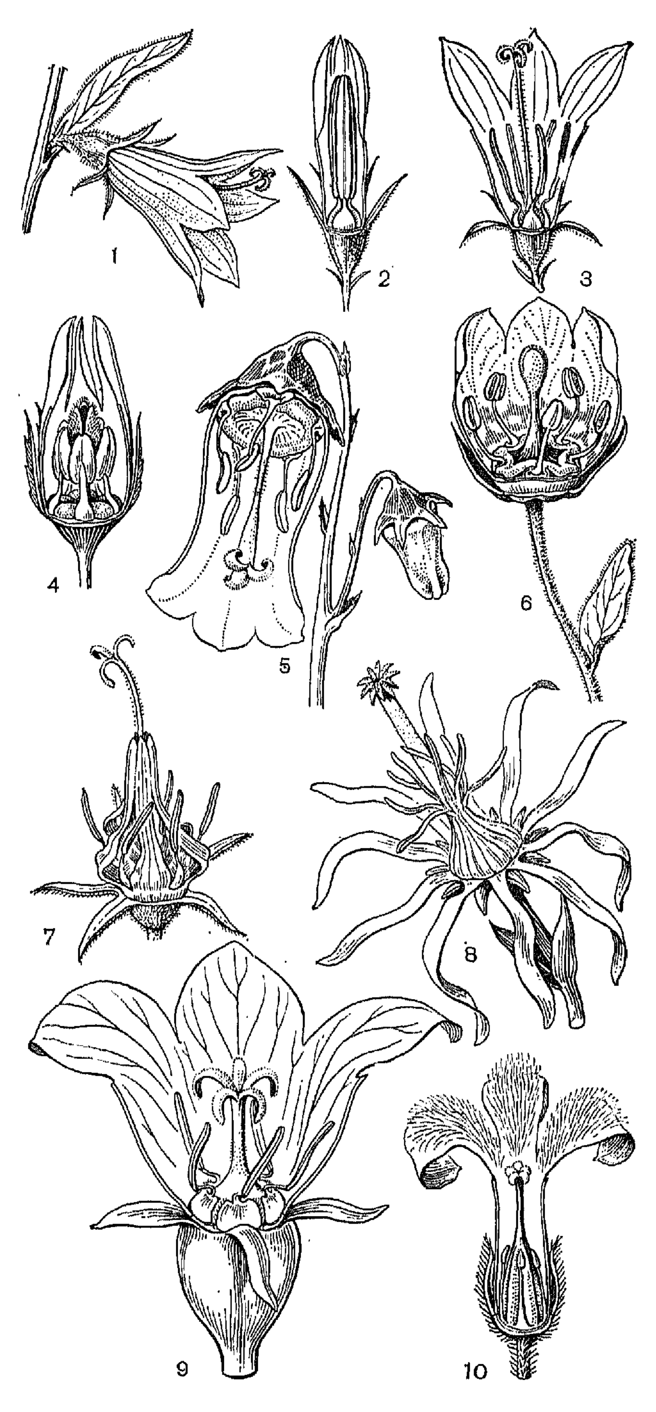



Рис. 237. Различные типы строения цветка у подсемейства колокольчиковых:

*1, 2, 3* — колокольчик репчатовидный (Campanula rapunculoides); *4* — гаделлия молочноцветковая (Gadellia lactiflora); *5* — азорина Видаля (Azorina vidalii); *6* — кодонопсис клематисовидный (Codonopsis clematidea); *7* — кольник эдрайантусолистный (Phyteuma hetraianthifolium); *8* — мишоксия гладкая (Michauxia laevigata); *9* — платикодон крупноцветковый (Platycodon grandiflorus) *10* — цианантус мелколистный (Cyananthus microphyllus).

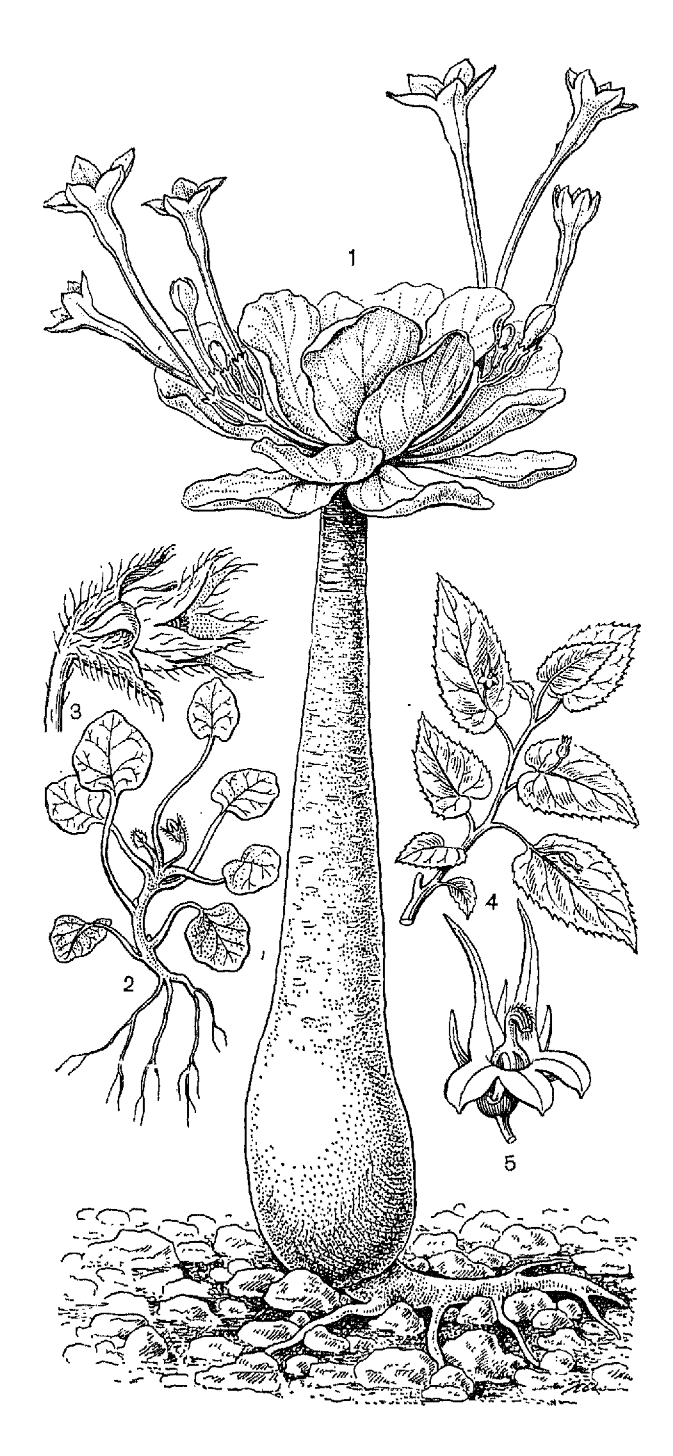



Рис. 238. Колокольчиковые.

Брайямия замечательная (Brighamia insignis): *1* — общий вид растения. Лобелия Арчболда (Lobelia archboldiana) *2* — общий вид растения; *3* — молодой цветок. Филлохарис почтисердцевидный (Phyllocharis subcordata): *4* — ветвь с цветками; *5* — цветок.

от взглядов разных ботаников на объем рода, в нем насчитывают около 50 родов. Что касается числа видов, то, по современным данным, оно доходит примерно до 1000. Для подсемейства характерны актиноморфные (лишь иногда слегка зигоморфные) цветки и обычно свободные (только в бутоне обычно склеенные) пыльники, которые лишь изредка плотно соединены как бы в трубку или даже сросшиеся (рис. 237). Тычинки прикреплены у основания венчика или к нектарному диску. Лопастей чашечки, лепестков и тычинок обычно по 5, изредка 3—4 или 6—10. Число плодолистиков (и соответственно число гнезд завязи и лопастей рыльца) 3, реже 5, 2 или до 8—10 (переднеазиатский род *мишоксия* — Michauxia).

Плод — коробочка, раскрывающаяся створками или порами у основания, у вершины или же одним верхушечным отверстием, изредка раскрывающаяся на створки сверху донизу на неправильные фрагменты, образуя как бы воронку (*эдрайантус* — Edraianthus), редко почти нераскрывающаяся. Листья обычно цельные, редко перистые, как у эндемичного для острова Крит монотипного рода *петромарула* (Petromarula).

Биологические особенности многих представителей этого подсемейства изучены довольно детально. В частности, хорошо изучен механизм опыления, представляющий у колокольчиковых особый интерес. Как и у большинства остальных представителей семейства, нектар выделяется диском и, за немногим исключением, как азорина и гаделлия, защищен более или менее расширенными и часто довольно тесно сомкнутыми основаниями тычиночных нитей. Доступ к нектару, как правило, бывает открыт только на верхушке этого купола над нектарным диском, где он несколько отстает от столбика и, как правило, насекомые могут добывать нектар только сверху. Однако, как указывает С. Шетлер (1979), эта защита нектара не всегда достаточно надежна, так как у видов с колесовидным венчиком насекомые, проникая сбоку, могут просто раздвигать основания тычиночных нитей и таким образом извлекать нектар. Цветки характеризуются очень сильно выраженной протандрией, и пыльники вскрываются еще в бутоне. В связи с этим подача пыльцы принимает очень своеобразный характер. Это своеобразие заключается в том, что верхняя часть столбика, включая наружную поверхность плотно сомкнутых лопастей рыльца (а у петромарулы только рыльце), густо усажена правильно расположенными продольными рядами коротких одноклеточных волосков, которые и служат своего рода коллектором пыльцы, или «пыльцеснимателем». В бутоне, где пыльники плотно окружают покры-

тую волосками часть столбика, пыльца после ее освобождения из гнезд пыльника, прилипает к этим волоскам. После того как гнезда пыльника освободились от пыльцы, венчик раскрывается и все тычинки, кроме оснований тычиночных нитей, засыхают и скручиваются. Что же касается столбика, то он постепенно удлиняется и выносит пыльцу наружу. Некоторое время столбик служит лишь для подачи пыльцы опылителям, которые в поисках нектара неизбежно касаются покрытых пыльцой волосков столбика, находящихся на прямом их пути к нектарному диску.

С окончанием функции пыльцеотдачи волоски «пыльцеснимателя» обычно исчезают. Как показали специальные исследования, восходящие еще к А. Броньяру (1839) и Ф. Мейену (1839), волоски не опадают (как можно было думать), а как бы втягиваются внутрь. Они обладают совершенно уникальной способностью втягиваться и погружаться в наружную ткань столбика. Еще А. Броньяр указывал на то, что это явление совершенно исключительное в растительном мире. В процессе этого погружения (ретракции или инвагинации, как называют это явление в специальной литературе), которое происходит особенно быстро во время наибольшей активности опылителей, волоски втягиваются внутрь большого базального гнезда основания волоска до тех пор, пока лишь кончик волоска останется над поверхностью эпидермы.

А. Х. Хасл (1841) считал, что втягивание волосков объясняется высыханием их содержимого. По мнению же С. Шетлера (1979), весь этот процесс представляет собой чисто осмотическое явление. О. Кирхнер (1897) считал, что насекомые не в состоянии собрать пыльцу, пока волоски не втянутся и тем самым не освободят ее. Правда, как показали последующие исследования, пыльцеотдача и «ретрактильный» процесс происходят одновременно и только во время активности опылителей. Но это только несколько видоизменяет и уточняет первоначальную гипотезу Кирхнера.

С исчезновением «пыльцеснимателя» кончается мужская фаза процесса опыления. Далее наступает вторая, женская стадия. Она начинается с того, что плотно сомкнутые до тех пор лопасти рыльца развертываются в виде звезды, тем самым обнажая его воспринимающую поверхность. Теперь уже при посещении цветка опылитель так или иначе заденет сосочки рыльца, и если на нем есть пыльца, то должно произойти опыление.

Во многих случаях лопасти рыльца, загибаясь назад, касаются своими сосочками столбика. Многие исследователи предполагают, что в тех случаях, когда на столбике еще сохранились остатки пыльцы, может произойти самоопыление. Самоопыление принципиально возможно также у видов со свисающими вниз цветками, у которых пыльца, если она еще осталась на столбике, может падать на отогнутые лопасти рыльца. Но сколь часто происходит самоопыление в действительности? Начиная с классической работы Ч. Дарвина (1876), много раз высказывалось мнение, что в отсутствие опылителей лишь относительно немногие колокольчиковые способны к самоопылению.

У некоторых представителей подсемейства колокольчиковых, например у видов родов *легузия* (Legousia), *триоданис* (Triodanis), колокольчик и лобелия известна клейстогамия.

Все представители подсемейства специализировались в тех или иных направлениях, и среди них не сохранилось родов, которые мы могли бы поставить сколько-нибудь уверенно у основания родословного древа колокольчиковых. Тем не менее имеется ряд родов, у которых еще сохранились такие признаки, как верхняя завязь, бороздные (не бороздно-поровые) пыльцевые зерна и некоторые другие примитивные черты. К числу таких родов относятся *цианантус* (Cyananthus), лептокодон, кодонопсис, островския.

В роде цианантус около 30 видов, распространенных в Гималаях, Тибете и Юго-Западном Китае. Особенностью этих низких многолетних трав является столь редкая в семействе колокольчиковых верхняя завязь. Другой также примитивной чертой цианантуса является, как показали Г. Эрдтман (1952) и Е. М. Аветисян (1967), строение оболочки его пыльцевых зерен, у которых борозды (в числе от 6 до 9) не только с неровными и неясно выраженными краями, но, что еще важнее, не имеют отверстия (оры). Кроме того, поверхность пленок этих борозд более или менее сходна с общей поверхностью зерна, что также является признаком примитивности. Подобное же строение оболочки пыльцевого зерна установлено для родов кодонопсис, лептокодон и островския. Монотипный род лептокодон встречается в Гималаях и в Юго-Западном Китае, где вообще сосредоточено много древних типов. Он характеризуется нектарным диском с 5 булавовидными желёзками по краю. Относительно большой род кодонопсис, насчитывающий более 30 видов, распространен в Средней Азии, в Гималаях, Ассаме, Восточной Азии и Малезии. У кодонопсисов уже гораздо больше признаков специализации: некоторые из них вьющиеся, корни обычно клубневидно утолщенные, тем не менее пыльцевые зерна у них бороздные, а завязь у некоторых видов верхняя. У очень близкого к кодонопсису и часто объединяемого с ним рода *кампанумея* (Campanumaea), рас-

пространенного в Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии и отличающегося главным образом плодами-ягодами, пыльцевые зерна уже трехбороздно-поровые. Не менее специализирована островския, характеризующаяся редкой для колокольчиковых особенностью — мутовчатыми листьями. Островския встречается в Средней Азии (Гиссарский и Угамский хребты) и на севере Афганистана. Это типичный геофит с клубневидно утолщенным гипокотилем и главным корнем. Цветки у нее очень крупные, самые крупные в подсемействе. По наблюдениям Т. В. Шулькиной (1978), первое его цветение наблюдается на 10-й, а иногда даже только на 16-й год. Лишенные чешуй почки возобновления островскии ежегодно втягиваются глубоко в почву контрактильным корнем. В подсемействе колокольчиковых этот род стоит довольно изолированно и был с полным основанием выделен Ан. А. Федоровым (1957) в отдельную трибу островскиевых (Ostrowskieae).

Относительно примитивен род канарина, в состав которого входят 3 вида, 2 из которых встречаются в тропической Восточной Африке, а третий — на Канарских островах. Это наземные или эпифитные травы с утолщенными, мясистыми корнями. Листья у них супротивные или сидят по 3. У африканской канарины Эмина стебли прямостоячие и лазящие или висячие, длиной до нескольких метров. У другого африканского вида — *канарины абиссинской* (C. abyssinica) — стебли также достигают нескольких метров длины, но они цепляются за опору посредством закрученных черешков и цветоножек. Канарский вид (C. canariensis) также более или менее цепляющийся. Цветки канарины довольно крупные, иногда достигающие в длину 7,5 см, одиночные, висячие, (5)6(7)-членные, желтоватые, оранжевые или красные. В отличие от упомянутых выше родов пыльцевые зерна канарины трехбороздно-поровые. Плод — мясистая коробочка (иногда неправильно называемая ягодой).

Самый большой род в подсемействе собственно колокольчиковых — это род *колокольчик* (Campanula, табл. 63), насчитывающий до 350 видов. Это многолетние травы, реже однолетники или полукустарники. Виды колокольчика встречаются почти всюду (причем немного меньше половины видов произрастает на территории СССР) во внетропических областях северного полушария, за исключением лишь части Арктики. В Африке некоторые виды встречаются в тропической зоне, а *колокольчик съедобный* (C. edulis) достигает Танзании. На Аравийском полуострове этот же вид встречается в Йемене. Род колокольчик обладает очень широкой экологической амплитудой. Его виды встречаются в самых разных климатических зонах и в самых различных сообществах. В тропической Африке они встречаются в горных грассленддах; в умеренных же областях виды колокольчиков можно видеть в лесах, кустарниковых зарослях, на лугах и в степях, на высокогорных лугах и в альпийских коврах, а некоторые из них встречаются даже в полупустынях и пустынях. Многие своеобразные и в систематическом отношении изолированные виды произрастают на известняковых скалах. Одним из наиболее замечательных видов, приуроченных специально к известнякам, является эндемичный для Южных Альп *колокольчик каменный* (C. petraea), мелкие бледно-желтые цветки которого собраны в плотную головку. Не менее своеобразны произрастающие на известняковых скалах в ущельях Западной Грузии *колокольчик удивительный* (C. mirabilis) и *колокольчик парадоксальный* (C. paradoxa) или встречающийся на известняковых скалах Армении *колокольчик скребница* (C. radula, табл. 63).

Процессу опыления колокольчиков посвящено множество работ, начиная с Х. К. Шпренгеля (1793) и кончая С. Фогелем (1975) и С. Шетлером (1979). Колокольчики опыляются преимущественно пчелами и шмелями, хоботки которых легко достигают нектарного диска. Как уже было сказано выше, пыльники вскрываются уже в бутоне, где отдают свою пыльцу волосяному покрову на верхней части столбика, после чего пыльники увядают, тычиночные нити засыхают и более или менее скручиваются и только их защищающие нектар расширенные основания сохраняют тургидность. В только что раскрывшемся цветке тычинки бывают видны лишь в виде засохших остатков на дне трубки венчика. Тем временем столбик удлиняется и пыльца готова к выгрузке. В это время рыльце еще не раскрыто и поэтому самоопыление исключается. Но после того как добывающие нектар насекомые очистили пыльцу с волосяного покрова столбика и волоски втянулись внутрь, лопасти рыльца расходятся и рыльцевая поверхность готова к восприятию пыльцы. Опылители, успевшие побывать на цветках, находящихся на мужской стадии, по пути к нектару касаются рыльцевых лопастей и производят опыление. Очень сходный способ опыления наблюдается у многих близких к колокольчику родов.

Из колокольчиков в качестве отдельного рода обычно выделяется *симфиандра* (Symphyandra), объединяющая около 10 видов, распространенных от Восточного Средиземноморья до Кавказа и Северного Ирана. В отличие от типичных колокольчиков, пыльники у симфиандры соединены как бы в трубку или даже сросшиеся. Однако существование большого числа проме-

жуточных по этому признаку видов вызывает серьезное сомнение в целесообразности выделения симфиандры в отдельный род. Некоторые систематики, в их числе Ан. А. Федоров (1957) и А. А. Колаковский (1980), поэтому считают, что было бы более правильно включить виды симфиандры в род колокольчик.

К колокольчику очень близок эндемичный для Азорских островов монотипный род *азорина* (Azorina). Как и у многих других островных колокольчиковых, стебель у азорины деревянистый, высотой до 2 м и увенчан на верхушке розеткой довольно суккулентных и кожистых листьев. Это очень красивое растение с висячими крупными цветками длиной до 3,5 см. Многие ботаники продолжают относить это растение к колокольчикам.

В систематическом отношении значительно дальше от колокольчиков стоит род кольник. В настоящее время в роде кольник насчитывается около 40 видов, распространенных преимущественно в Европе, особенно в Пиренеях, Альпах и Карпатах. Кольники очень интересны механизмом опыления. Цветки у них мелкие, многочисленные, почти сидячие, собранные в короткое колосовидное или почти шаровидное головчатое соцветие. Так же как у колокольчика, пыльца откладывается на волосках столбика в еще закрытом венчике. После того как пыльники высыпали пыльцу и тычинки засохли, венчик начинает раскрываться. Однако у кольников это происходит иначе, чем у колокольчиков. Длинные и тонкие лопасти венчика расходятся у них только в нижней части его, в верхней же половине они остаются сцепленными, образуя тонкую трубку, очень тесно прилегающую к волоскам столбика. Благодаря тому что венчик растет намного быстрее, чем столбик, нижние свободные части его лопастей дуговидно выгибаются наружу (рис. 237, 7). В течение определенного времени венчик продолжает держать столбик, который в результате втягивания волосков лежит в нем свободно. Когда опылители кольника, крупные пчелиные, садятся на нижнюю, вогнутую часть венчика, то тем самым оказывают давление на верхнюю, трубчатую его часть. В результате этого венчик полностью раскрывается и пыльца экспонируется. После этого раскрываются также лопасти рыльца и цветок переходит в женскую фазу. Биологическое преимущество этой модели механизма опыления заключается в том, что пыльца сохраняется внутри трубки венчика до тех пор, пока не приблизится время его подачи.

Определенный прогресс в эволюции опыления мы наблюдаем также у рода букашник. Это относительно небольшой род (около 20 видов), распространенный в Европе, Средиземноморье и Малой Азии. Цветки у букашников мелкие, собранные в густые верхушечные головки, окруженные оберткой из прицветников. Нектар доступен даже короткохоботковым насекомым, так как венчик расщепляется на линейно-ланцетные лопасти по направлению снизу вверх, а тонкие тычиночные нити свободны. Пыльники сросшиеся своими основаниями в трубку. Столбик от середины доверху волосистый, с волосками, расположенными в 10 продольных рядов. Удлиняясь, столбик выносит покрытую пыльцой часть над лопастями венчика, а затем, после отдачи пыльцы и исчезновения волосков, открывает 2-лопастное (очень редко 3-лопастное) рыльце. При каждом посещении насекомые опыляют сразу много цветков и таким образом густое соцветие вполне компенсирует малые размеры цветков, что у сложноцветных становится правилом.

Одним из самых крупных родов подсемейства колокольчиковые по числу видов (около 200), уступающему только колокольчику, является *валенбергия* (Wahlenbergia). Виды валенбергии распространены главным образом в умеренных областях южного полушария, особенно в Африке, с немногими видами в Европе, континентальной Азии, на острове Тайвань и в Малезии. На территории СССР виды этого рода отсутствуют. От колокольчиковых валенбергия отличается главным образом тем, что плоды раскрываются локулицидно верхушечными створками, образующими на верху коробки одно отверстие. Виды валенбергии — многолетние или однолетние травы, полукустарники или иногда маленькие кустарники. Строение цветка и механизм опыления очень сходны с колокольчиками, по строение и способ раскрывания коробочки сходны с кодонопсисом, от которого, однако, валенбергия отличается гораздо более специализированными трехпоровыми пыльцевыми зернами.

У следующего подсемейства — цифиевые — цветки зигоморфные, 5-членные, обоеполые, мелкие, собранные в различного рода бокоцветные соцветия (рис. 239). Венчик сростнолепестный, более или менее двугубый. Тычинки обычно прикреплены к трубке венчика; нити свободные или более или менее сросшиеся, иногда у основания расширенные; пыльники свободные. Гинецей из 2 плодолистиков; завязь полунижняя или нижняя, 2-гнездная или реже почти 1-гнездная, с многочисленными семязачатками в каждом гнезде. Плод обычно коробочка, раскрывающаяся 2 створками или реже боковыми щелями (*цифокарпус* — Cyphocarpus); у рода *паришелла* (Parishella) плод — кринočка. Однолетние или многолетние травы, иногда с клубневидно утолщенным корнем, как некоторые виды *цифии* (Cyphia).

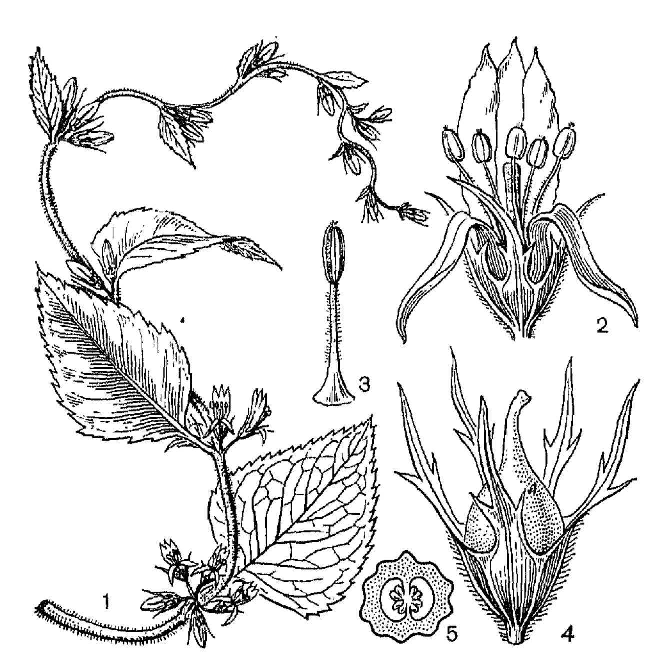



Рис. 239. Цифия лещинолистная (Cyphia corylifolia):
*1* — ветвь с цветками; *2* — цветок; *3* — тычинка; *4* — плод; *5* — поперечный разрез завязи.

В подсемействе цифиевые 5 родов и около 95 видов. Монотипный род цифокарпус эндемичен для Чили, а другой монотипный род — паришелла — для Калифорнии (пустыня Мохаве). Род *немакладус* (Nemacladus, около 12 видов) распространен на юго-западе США и в Мексике, монотипный род *псевдонемакладус* (Pseudonemacladus) — в Мексике, а самый большой в подсемействе род цифия (около 80 видов) — в тропической и субтропической Африке (особенно в Южной Африке) и на островах Зеленого Мыса.

В некоторых отношениях, особенно по строению оболочки пыльцевых зерен, цифиевые занимают как бы промежуточное положение между собственно колокольчиковыми и лобелиевыми (А. Дунбар, 1975). В то время как *паришелла калифорнийская* (P. californica) и *немакладус красноватый* (N. rubescens) по строению пыльцы сходны с некоторыми собственно колокольчиковыми, род цифокарпус очень похож на некоторые лобелиевые, например на род *изотома* (Isotoma). Но цифиевые в целом ближе к лобелиевым, чем к колокольчиковым.

Процесс опыления у цифиевых изучен недостаточно. Характерна протандрия. Наряду с перекрестным опылением наблюдается и самоопыление, особенно у рода цифия. У паришеллы, немакладуса и псевдонемакладуса пыльник раскрывается прежде, чем столбик начинает выходить из трубки тычиночных нитей.

Подсемейство сфеноклеевые представлено лишь 1 родом *сфеноклея* (Sphenoclea, рис. 240), состоящим из 2 видов, один из которых широко распространен в тропиках Старого Света, заходит в Иран и в Среднюю Азию (Южный Узбекистан и Южный Таджикистан) и занесен в Южную Америку, а второй эндемичен для Западной Африки. Виды сфеноклеи — однолетние травы с мочковатой корневой системой, несколько суккулентными стеблями и очередными цельными листьями. Внешне они напоминают лаконос (Phytolacca), хотя в систематическом отношении чрезвычайно далеки от лаконосовых. Цветки мелкие, белые, невзрачные, собраны в очень густые верхушечные колосья, актиноморфные, обоеполые, снабженные 2 прицветничками. Чашечка сростнолистная, с вогнутыми лопастями. Венчик сростнолепестный, опадающий, в отличие от подсемейства колокольчиковых черепитчатый. Тычинки прикреплены к трубке венчика, с очень короткими, у основания расширенными нитями; пыльники свободные. Морфологически 3-бороздно-поровые пыльцевые зерна сфеноклеи сходны с таковыми представителей подсемейства цифиевые и лобелиевые, особенно с родом цифия (А. Дунбар и Г. Валлентанус, 1976). Гинецей из 2—3 плодолистиков, с очень коротким и лишенным волосков столбиком и головчатым рыльцем; завязь верхняя или полунижняя, с многочисленными семязачатками, сидячими на больших грибообразно расширенных губчатых плацентах. Плод — 2-гнездная перепончатая криночка с многочисленными семенами. Семена очень мелкие, с очень скудным эндоспермом или даже без эндосперма.

Виды сфеноклеи произрастают во всякого рода влажных местообитаниях, но особенно часто встречаются на рисовых полях и в канавах. К сожалению, механизм опыления этого очень своеобразного и интересного рода не изучен.

С предыдущими подсемействами тесно связано подсемейство лобелиевые, насчитывающее около 30 родов и более 1200 видов. Оно распространено главным образом в тропиках и в умеренной зоне южного полушария, некоторые виды встречаются в северной умеренной зоне. Наибольшая концентрация лобелиевых наблюдается в Америке (около 800 видов), за которой следуют Африка, Австралия, Азия и Новая Зеландия. В Европе 2 вида лобелии и 1 вид *лаурентии* (Laurentia). В нашей стране встречаются 2 вида лобелии (в европейской части, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке). Дальше всех на север идет водная лобелия Дортманна, достигающая Северной Европы (у нас до Архангельской области) и Канады, и *лобелия сидячелистная* (L. sessilifolia), доходящая до Восточной Сибири и Камчатки.

Цветки лобелиевых собраны в бокоцветные или редко верхоцветные соцветия, реже одиночные, зигоморфные или очень редко почти актиноморфные, 5-членные, обоеполые или очень редко однополые и тогда двудомные (некоторые виды лобелии с плодами-ягодами). Чашечка 5-лопастная. Венчик сростнолепестный, но часто более или менее расщеплен (редко лепестки почти до основания свободные), большей частью двугубый. Тычинок 5, приросших к трубке венчика или свободных; пыльники довольно плотно спаянные в трубку. Гинецей из 2 плодолистиков; столбик нитевидный, с 2-лопастным или очень редко цельным рыльцем; под рыльцем имеется воротничок из волосков; завязь обычно нижняя, редко полунижняя или даже полностью верхняя, 2-гнездная или редко 1-гнездная, обычно с многочисленными семязачатками. Плод — коробочка или ягода. Семена мелкие, обычно многочисленные, с маленьким зародышем в обильном мясистом эндосперме. Многолетние или однолетние травы или реже древовидные растения. Листья обычно очередные, редко супротивные или мутовчатые, цельные или различным образом расчлененные.

Разнообразие жизненных форм лобелиевых исключительно большое, значительно большее, чем у собственно колокольчиковых. По размерам они варьируют от крошечных растений длиной всего лишь в несколько сантиметров, как, например, малезийская лобелия Арчболда, новозеландская *лобелия наименьшая* (L. perpusilla) или родственная ей австралийская *лобелия дарлинговская* (L. darlingensis), до произрастающих на Гавайских островах, часто похожих на пальмы древовидных форм, достигающих в высоту иногда 15 м, как, например, обитающая в дождевых лесах *цианея мелкочешуйчатая* (Cyanea leptostegia). Больших размеров достигают не только древовидные формы, но и травянистые виды, как некоторые африканские лобелии (например, *лобелия ланурийская* — L. lanuriensis), достигающие в высоту 8—10 м. Это подлинные гиганты среди трав, не имеющие аналогов среди других двудольных. Большого разнообразия достигли у лобелиевых также расположение, размеры, форма и строение листьев. Обычно листья распределены по всему стеблю, но нередко они сосредоточены у основания стеблей, как особенно у розеточных африканских лобелий, или же, напротив, сосредоточены на верхушке стебля, как у суккулентной гавайской брайамии замечательной (рис. 238). Очень варьируют размеры листьев, но особенно замечательно разнообразие форм листовой пластинки, наиболее ярко выраженное у гавайского рода цианея. У большинства видов этого рода листья более или менее лопастные. Но наряду с ними встречаются виды с цельными

Рис. 240. Сфенуклея цейлонская (Sphenoclea zeylanica):

1 — ветвь с соцветиями; 2 — цветок; 3 — плод; 4 — венчик с тычинками в развернутом виде; 5 — продольный разрез завязи.

листьями, которые у *цианеи линейнолистной* (C. linearifolia), произрастающей на более солнечных, открытых местообитаниях, очень узкие, линейные. Те же виды, которые произрастают в тенистых лесах, имеют более или менее расчлененные листья. У *цианеи асплениелистной* (C. aspleniifolia) и *цианеи глимеса* (C. glimesiana) листья перистые, а у *цианеи Шипмана* (C. shipmanii) сегменты перистого листа, в свою очередь, перистолопастные. Но наиболее уклоняются от основного типа листа лобелиевых пальчатораздельные листья колумбийского *сифокампилуса удивительного* (S. mirabilis) и суданской *лобелии рассеченной* (L. dissecta).

Интересными жизненными формами лобелиевых являются пальмовидные розеточные древовидные формы эндемичных гавайских родов. Как указывает известный американский ботаник Ш. Карлквист (1965) в своей книге «Островная жизнь», гавайские лобелиевые развивались параллельно и, вероятно, под влиянием эндемичного для Гавайских островов семейства гавайских цветочниц (Drepanididae). Это касается не только древовидных форм, но и трав, как крупноцветные розеточные травянистые виды рода цианея. Обе эти группы, биологически тесно связанные процессом опыления, представляют один из наиболее ярких примеров радиации от исходной предковой формы, некогда заселившей Гавайские острова. На Гавайских островах имеются свои очень

интересные виды лобелии, например *лобелия «слава горы»* (L. gloria-montis). Однако гораздо более замечательны такие эндемичные гавайские роды, как очень близкий к лобелии род *трематокарпус* (Trematocarpus, или Trematolobelia), *клермонтия* (Clermontia), цианея, *делиссея* (Delissea), *ролландия* (Rollandia) и особенно брайамия. По словам Ш. Карлквиста, брайамия — одно из наиболее курьезных растений в мире, которое эволюционировало в очень своеобразном направлении. Она растет в расщелинах почти недоступных крутых скал, образующих северные побережья островов Кауаи и Молокаи. Сравнительно невысокий (до 1 м) толстый и сочный стебель этого растения у основания более или менее округлый, что дает ему возможность при порывах ветра качаться, не падая, из стороны в сторону, подобно «ваньке-встаньке». Листья растения также толстые и суккулентные, что характерно для многих скальных растений.

Очень интересное биологическое приспособление наблюдается у *трематокарпуса крупноколосого* (T. macrostachys) — единственного представителя этого рода. Незрелые плоды трематокарпуса представляют собой обычные ягоды. Но в процессе созревания мясистая часть плода превращается в своего рода кашу, которая вымывается дождем. В результате сохраняется только проводящий скелет, внутри которого находится пара бумажистых мешочков, которые при смачивании закрываются, а при сухой погоде вновь открываются. Заключенные внутри этих мешочков семена в сухую погоду высвобождаются, и, когда порывы ветра раскачивают эти небольшие древовидные растения, семена вытряхиваются через отверстия в остове плода. Более того, в отличие от всех остальных лобелиевых, семена этого замечательного растения плоские и крылатые и могут поэтому уноситься ветром на далекие расстояния. По Ш. Карлквисту, этим, вероятно, можно объяснить, что трематокарпус является единственным представителем лобелиевых, который распространился на всех крупных Гавайских островах.

Другим интересным приспособлением, наблюдаемым только у гавайских лобелиевых, является наличие многочисленных шипов у некоторых видов цианеи, причем не только на стеблях и листьях, но иногда, как у *цианеи колючецветковой* (C. aculeatiflora), также на цветах и плодах. Так как на Гавайских островах не было млекопитающих, то можно лишь предположить, что эти шипы защищают их от личинок насекомых и наземных моллюсков. Как указывает Ш. Карлквист, особенно густо покрыты шипами молодые и, следовательно, более уязвимые листья колючих цианей. Наконец, у видов клермонтий наблюдается эпифитизм, а *клермонтия Пеле* (C. peleana) ведет исключительно эпифитный образ жизни.

Опыление у лобелиевых имеет некоторые особенности, указывающие на большую их эволюционную подвинутость. Так же как у растений подсемейства колокольчиковых, пыльники вскрываются еще в бутоне. Но, в отличие от колокольчиковых, пыльники не засыхают после этого, а остаются в спаянном состоянии, образуя чехол вокруг пыльцы. Иначе ведет себя также столбик. Так как верхушка столбика с воротничком волосков расположена у них у основания или в самой нижней части пыльниковой трубки, то волоски уже не играют роли «пыльцеснимателя», как это мы видели у колокольчиковых. В процессе эволюции произошла смена функции и роль волосков у лобелиевых стала другой. Сначала верхушка столбика и волоски лишь задерживают выпадение пыльцы из пыльниковой трубки. Но затем, по мере удлинения столбика, она принимает на себя более активную роль своеобразного поршня, выталкивающего пыльцу из пыльниковой трубки наружу, где она удерживается пучком крепких волосков на верхушке пыльников. На этой стадии и вплоть до окончания выгрузки пыльцы рыльце остается закрытым и самоопыление тем самым исключается. С раскрытием венчика начинается выгрузка пыльцы опылителями. Вскоре после этого рыльце раскрывается и начинается женская стадия. Но так как собственная пыльца уже высыпалась или удалена опылителями, то, как правило, опыление возможно только посредством чужой пыльцы. Однако самоопыление все же не полностью исключено. Оно может произойти вследствие того, что оставшаяся в волосках пыльников пыльца может упасть на лопасти слегка наклоненного вниз рыльца. Более того, некоторые виды лобелии и других родов в той или иной степени перешли к самоопылению. Наиболее ярким примером самоопыления у лобелиевых является лобелия Дортманна. Это растение настолько приспособилось к самоопылению, что рыльце уже никогда не выходит из трубки пыльника. Опыление происходит вследствие того, что пыльца проникает к лопастям рыльца через внутреннюю часть трубки пыльника. Иногда же дело доходит до клейстогамии, т. е. опыление происходит внутри еще не раскрывшегося цветка, особенно у подводных цветков. Но чаще всего самоопыление у лобелиевых не является обязательным и представляет собой запасной способ опыления, к которому растение прибегает при недостатке опылителей.

Опылителями лобелиевых чаще всего являются различные насекомые, прежде всего пчелиные (Apidae) и чешуекрылые, а также жуки

и др. Очень большую роль в опылении многих лобелиевых играют птицы. Почти все крупноцветковые лобелиевые опыляются птицами. К числу орнитофильных лобелиевых принадлежат прежде всего американские роды *сифокампилус* (Siphocampylus, рис. 241), *центропогон* (Centropogon), *бурмайстера* (Burmeistera), все гавайские роды, а также отдельные виды большого рода лобелия. Цветки этих орнитофильных лобелиевых крупные (длиной от 2 до 8 см), массивные, часто узкотрубчатые, по крайней мере в нижней части венчика, где трубка имеет в поперечнике едва 2 мм, обычно более или менее сильно изогнуты, а у некоторых видов сифокампилуса изогнуты под прямым углом или даже серповидно, редко прямые и широкотрубчатые, с обильным нектаром, большей частью без запаха, с торчащими наружу жесткими столбиками и тычинками, без посадочной площадки. Окраска цветков очень разная, особенно у видов рода цианея, но чаще всего красная, или оранжевая, или белая с пурпуровыми или красными прожилками.

Орнитофильные цветки настолько приспособлены к опылению птицами, что уже не могут опыляться насекомыми. Еще Ч. Дарвин (1859) отметил, что произраставшую в его саду орнитофильную мексиканскую *лобелию блестящую* (L. splendens) не посещали насекомые. Там, где рядом растут орнитофильная *лобелия пурпуровая* (L. cardinalis, табл. 63, рис. 242) с красными цветками и энтомофильная *лобелия сифилитическая* (L. syphilitica) с синими цветками, колибри опыляли только первый вид, в то время как второй опыляли исключительно насекомые. В связи с этим отметим описанный Б. М. Козо-Полянским (1946) интересный случай, когда в ботаническом саду Воронежского университета лобелия пурпуровая опылялась крупным дневным бражником из рода макроглосса (Macroglossa), который по размерам, форме тела и манере сосать нектар близок к колибри. Однако это замещение птиц насекомыми — случай, вероятно, очень редкий. Что переход от орнитофилии к энтомофилии очень труден, доказывается тем, что произошло на Гавайских островах, где лобелиевые опыляют цветочницы. В тех местах, где цветочницы вымерли, эти растения, например *цианея коротковолосистая* (C. hirtella), перешли по необходимости к самоопылению.

В подсемействе лобелиевые, как и в семействе колокольчиковые в целом, самым большим родом является лобелия. По Ф. Вильмеру (1968), в него входит 388 видов, но если согласиться с теми ботаниками, которые род *пратия* (Pratia), насчитывающий 36 видов, объединяют с лобелией, то тогда число видов последнего превысит 430. Это почти космополитный род,

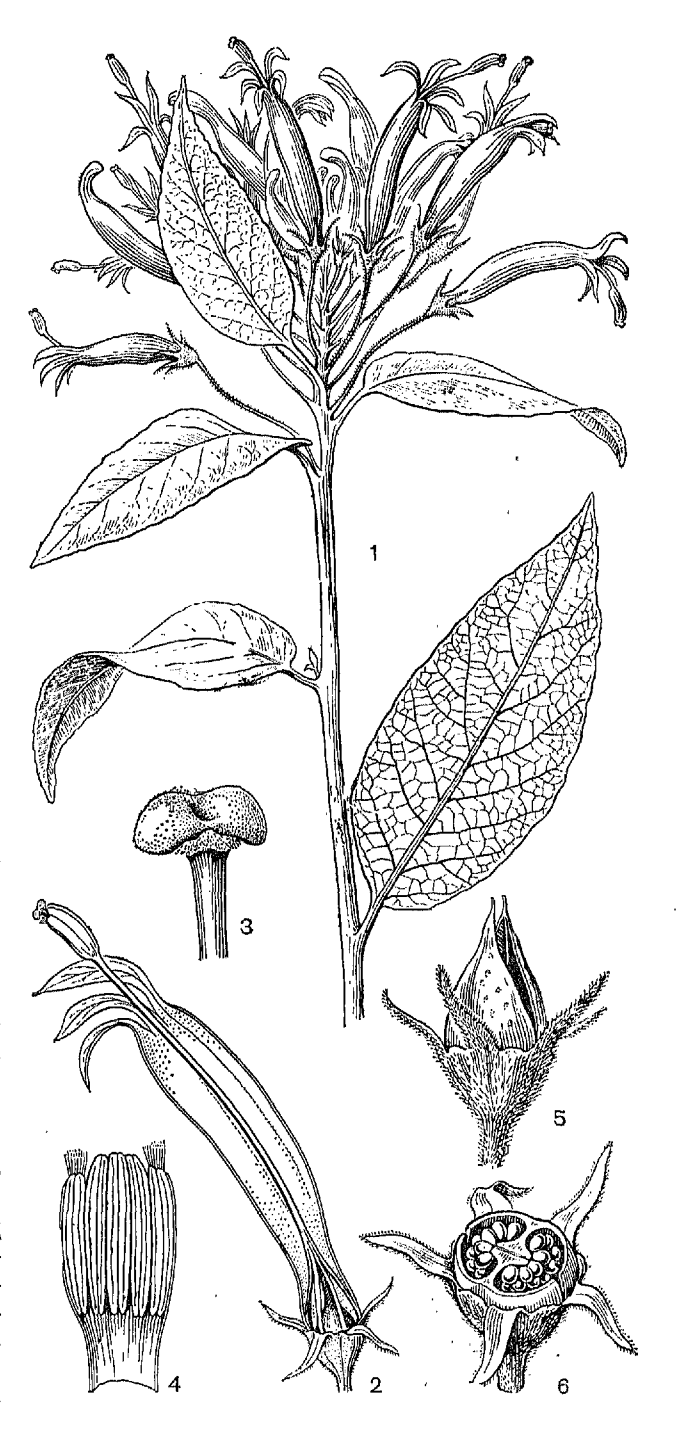



Рис. 241. Сифокампилус сетчатый (Siphocampylus reticulatus):

*1* — ветвь с цветками; *2* — цветок; *3* — верхушка столбика с раскрывшимся рыльцем; *4* — развернутая верхняя часть трубки пыльников; *5* — плод; *6* — поперечный разрез плода.

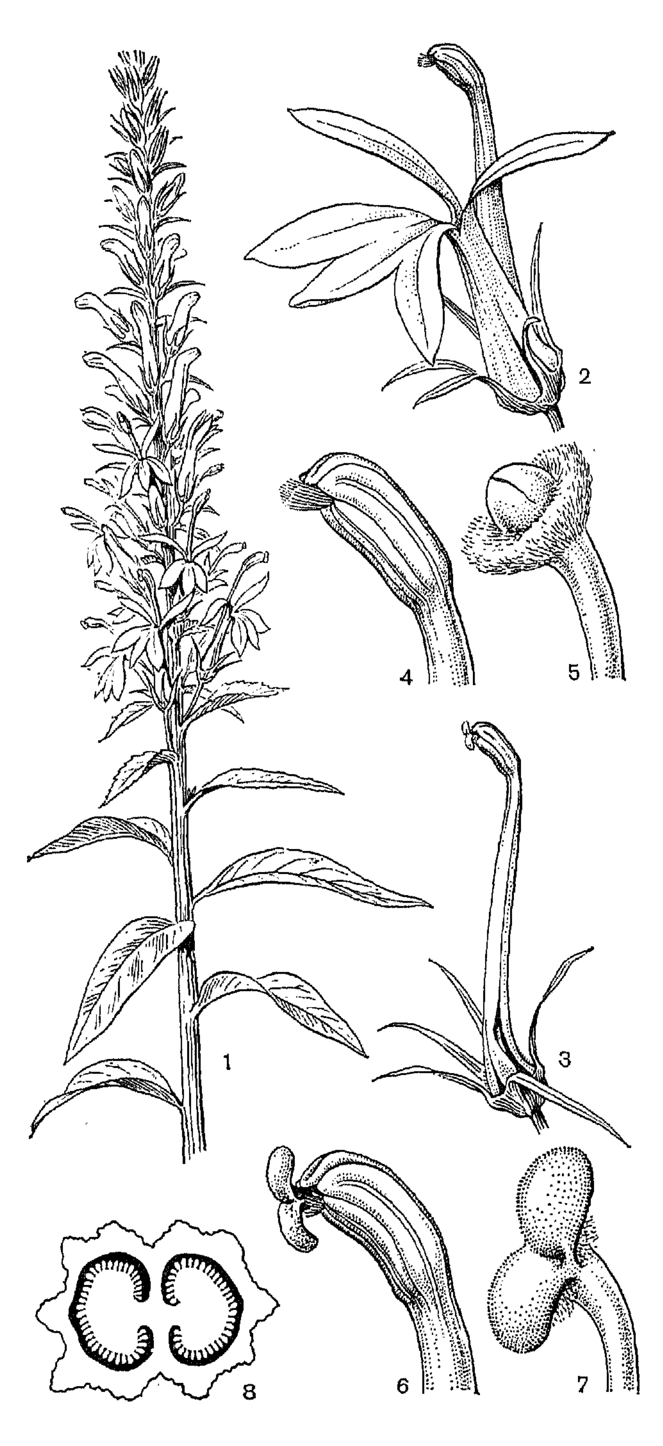



Рис. 242. Лобелия пурпуровая (Lobelia cardinalis):
1 — ветвь с цветками; 2 — цветок (лепестки у основания свободные); 3 — цветок с удаленным венчиком, рыльце начинает раскрываться; 4 — андроцей (видны два нижних пыльника с пучком волосков); 5 — верхушка столбика с нераскрывшимся рыльцем; 6 — пыльники с выступающим раскрывшимся рыльцем; 7 — рыльце; 8 — поперечный разрез завязи.

очень широко распространенный на всех континентах, но главным образом в тропических и субтропических странах, особенно в Америке. В пределах этого рода наблюдается почти весь спектр жизненных форм подсемейства.

Второй по величине род — центропогон — насчитывает около 220 видов. Это род чисто неотропический, с наибольшим числом видов в Колумбии. Почти равен ему неотропический род сифокампилус (около 215 видов). На третьем же месте — гавайский род цианея (около 60 видов).

Совершенно особняком стоит в семействе колокольчиковых очень своеобразный род *пентафрагма* (Pentaphragma), в котором около 30 видов, распространенных от Нижней Бирмы, Южного Китая и Индокитая через Малезию до Новой Гвинеи. В Малезии виды пентафрагмы отсутствуют только на Яве и на Малых Зондских островах. Это более или менее суккулентные, многолетние травы высотой от 5—10 см до 2,5 м, часто у основания несколько деревянистые, большей частью покрытые ветвистыми многоклеточными волосками. Листья очередные, большей частью более или менее асимметричные. Цветки небольшие, собраны в пазушные, верхоцветные, часто скорпиоидные (завиткообразные), напоминающие соцветия некоторых бурачниковых, актиноморфные, обычно обоеполые. Чашелистиков 5, неравных, остающихся. Лепестков 5 или редко 4, более или менее сросшихся или реже свободных почти до основания, остающихся. Тычинок 5, прикрепленных к венчику, свободных; нити остающиеся; пыльники свободные. Гинецей из 2 плодолистиков с коротким толстым столбиком, заканчивающимся массивным, продолговато-цилиндрическим рыльцем; завязь нижняя, приросшая к цветочной трубке посредством продольных перегородок, образованных продолжением тычиночных нитей; семязачатки очень мелкие и очень многочисленные, висячие на плацентах. Плод — ягода. Семена с очень маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Виды пентафрагмы обитают обычно в очень влажных первичных дождевых лесах, часто на скалах вдоль ручьев, поднимаясь иногда до высоты 4000 м над уровнем моря.

По некоторым своим особенностям пентафрагма настолько своеобразна, что некоторыми ботаниками выделяется в отдельное семейство пентафрагмовые (Pentaphragmataceae), которое даже предлагают исключить из порядка колокольчиковые. Но далеко не все ботаники с этим согласны, и Дж. Хатчинсон, например, который вообще был склонен скорее к дроблению, чем к объединению семейств, в своей книге «Эволюция и филогения цветковых растений» (1969) решительно возражал против выделе-

ния этого рода в самостоятельное семейство. Родственная связь пентафрагмы с колокольчиковыми хорошо подтверждается данными эмбриологических исследований индийских ботаников Р. Н. Капила и М. Р. Виджаярагавана (1965). Об этом же говорят данные палинологии. Е. М. Аветисян (1967) приходит к выводу, что по морфологии пыльцевых зерен пентафрагма не отличается сколько-нибудь существенно от остальных колокольчиковых с бороздно-поровыми зернами, таких, как кодонопсис, платикодон и канарина.

В семействе колокольчиковых много полезных растений. Для человека колокольчиковые представляют прежде всего эстетическую ценность. Среди них очень много красивых растений, и часть из них уже давно вошла в золотой фонд декоративного садоводства. Особенно много декоративных растений среди видов рода колокольчик, некоторые из них широко разводят (например, *колокольчик средний* — C. medium или *колокольчик карпатский* — C. carpatica, представленные, как и некоторые другие виды, многими сортами). Кроме колокольчика, культивируют представителей родов канарина, конодопсис, цианантус, островския, платикодон, лобелия, центрапогон, лаврентия и др.

Некоторые колокольчиковые, например платикодон, виды кодонопсиса, некоторые виды лобелии (особенно *лобелия эринус* — L. erinus) используют как лекарственные растения. Особенно широкое применение в медицине (в том числе народной) находят виды лобелии. В СССР как лекарственные растения используют североамериканскую *лобелию вздутую* (L. inflata) и реже западноевропейскую *лобелию жгучую* (L. urens). Надземные части этих растений содержат алкалоид лобелин, используемый главным образом как стимулятор дыхания.

Среди колокольчиковых есть и некоторые съедобные растения. Так, *колокольчик рапунцель* (C. rapunculus) используют как овощное растение — корни первого года и листья едят как салат. Съедобны также ягоды некоторых видов кодонопсиса. На острове Ява молодые растения сфеноклеи, а также верхушки старых тушат и едят с рисом. Едят и молодые листья лобелий, например *лобелии цейлонской* (L. zeylanica), которые также тушат и едят с рисом. Съедобны даже виды гавайского рода цианея. Так, листья *цианеи тритоманта* (C. tritomantha) употреблялись в пищу аборигенами Гавайских островов как овощ.

## СЕМЕЙСТВО СТИЛИДИЕВЫЕ (STYLIDIACEAE)

В семействе стилидиевые 5 родов и около *160 видов*, распространенных главным образом во внетропических областях Австралии, а также в Тасмании, Новой Зеландии, Новой Гвинее, Южной и Юго-Восточной Азии и Голантарктической Южной Америке (Огненная Земля). Из пяти родов в Австралии (вместе с Тасманией) отсутствует только монотипный род *ореостилидиум* (Oreostylidium), эндемичный для Новой Зеландии. Шире всех распространен самый большой в семействе род *стилидиум* (Stylidium), заключающий около 140 видов, из которых около 8 видов встречается вне Австралии (Шри-Ланка, Сикким, горы Кхаси, Бенгал, Бирма, Южный Китай, Индокитай, Малезия). В роде *левенгукия* (Levenhookia) 10 видов, эндемичных для Южной Австралии. Но особенно интересно географическое распространение рода *филлахна* (Phyllachne, 4 вида), имеющего разорванный ареал. По одному виду филлахны встречаются в Тасмании и на Огненной Земле, а остальные виды приурочены к Новой Зеландии. Разорванный ареал имеет также род *форстера* (Forstera, 5 видов).

Стилидиевые — многолетние или однолетние (часто эфемеровые) травы, иногда похожие на мхи, а некоторые — на толстянковые и камнеломковые или реже небольшие кустарнички, обычно более или менее ксерофильные. Виды рода филлахна образуют низкие плотные подушки, приспособленные к высокогорному или субантарктическому климату. Новозеландский ореостилидиум выпускает тонкие столоны или корневища. По данным Ш. Карлквиста (1963), у *стилидиума лиственницелистного* (S. laricifolium) наблюдается слабо выраженный аномальный вторичный рост. Листья очередные, маленькие, цельные, большей частью узкие, похожие на листья злаков, стеблевые или чаще в прикорневых розетках. Растения часто с железистыми волосками. У некоторых видов стилидиума содержится инулин. Млечники отсутствуют. Цветки в верхушечных верхоцветных или бокоцветных соцветиях, редко одиночные (филлахна), зигоморфные или иногда почти актиноморфные (форстера), обоеполые или однополые (филлахна). Чашечка 5—7(9) - лопастная, часто покрыта клейкими железистыми волосками; лопасти свободные или чашечка сростнолистная и более или менее двугубая. Венчик 5-лопастный, лопасти большей частью неравные, и самая нижняя из них образует губу; у рода левенгукия губа имеет форму домашней туфли, которая вначале охватывает колонку, но при прикосновении отскакивает вниз. Тычинок 2, редко 3, полностью сросшихся со столбиком, образуя колонку или гиностемий (как у ластовневых). У видов стилидиума колонка в нижней своей части отличается раздражимостью и подвижностью; в нормальном положении колонка наклонена вперед, при соприкосновении отскакивает назад, после чего возвра-

щается в исходное положение. Пыльники, в отличие от колокольчиковых, экстрорзные. Гинецей из 2 плодолистиков, иногда псевдомономерный; рыльце 2-лопастное, расположенное выше пыльников; завязь нижняя 2-гнездная или частично или полностью 1-гнездная, обычно с многочисленными семязачатками. Плод обычно септицидная коробочка; у форстеры 1-гнездная коробочка открывается на верхушке, а у филлахны — нераскрывающаяся или неправильно раскрывающаяся. Семена обычно очень мелкие, с тонкой кожурой, очень маленьким зародышем и обильным мясистым эндоспермом.

Стилидиевые произрастают в самых различных местообитаниях — от морских побережий до высокогорий. Некоторые из них предпочитают влажные места, включая болота и рисовые поля; другие, напротив, произрастают в относительно сухих местообитаниях, включая прибрежные песчаные пространства с растительностью типа саванны.

Вероятно, все стилидиевые — насекомоопыляемые растения. Для них, как и для всех остальных семейств порядка колокольчиковые, характерна протандрия. Но подача пыльцы происходит у стилидиевых иначе, чем у всех остальных представителей порядка. Пыльца подается насекомым прямо из пыльников. В этом отношении стилидиевые, несмотря на множество признаков их специализации, более примитивны, чем все остальные члены порядка, за исключением близкого к стилидиевым семейства донатиевые (Donatiaceae), у которого, однако, тычинки свободные. Вполне понятно поэтому, что на столбике нет здесь волосков, снимающих пыльцу из раскрывшихся пыльников. Важнейшими опылителями стилидиевых являются пчелы. Возбудимость колонки, ее триггерная способность содействуют перекрестному опылению. Но если насекомые не приводят в действие этот триггерный механизм, то наступает самоопыление. У некоторых видов стилидиума наличие коленчато изогнутой колонки является специальным приспособлением, обеспечивающим самоопыление.

Очень мелкие семена большинства стилидиевых распространяются ветром, а у болотных видов также птицами. Благодаря этому некоторые стилидиумы могли распространиться очень далеко и достичь даже Шри-Ланки и Сиккима.

К стилидиевым стоит очень близко и иногда объединяется с ними маленькое семейство донатиевые, состоящее из 1 рода *донатия* (Donatia) и 2 видов, один из которых обитает в Тасмании и Новой Зеландии, а другой — в Голантарктической Южной Америке (Огненная Земля). От стилидиевых они отличаются главным образом тем, что свободные между собой тычинки в нижней части коротко приросли к основанию столбика и не образуют таким образом колонки. От стилидиевых они отличаются также морфологией пыльцевых зерен. Виды донатии — низкорослые подушкообразные травы с густо расположенными линейными листьями и одиночными и верхушечными, актиноморфными, обоеполыми цветами. Гинецей из 2—3 плодолистиков со свободными столбиками с головчатыми рыльцами. Некоторые ботаники переносят донатиевые в порядок камнеломковые, но по эмбриологическим и другим признакам они стоят гораздо ближе к стилидиевым.

## СЕМЕЙСТВО ГУДЕНИЕВЫЕ (GOODENIACEAE)

Семейство гудениевые включает 15 родов и около 350 видов, распространенных главным образом в Австралии (особенно на юго-западе) и Тасмании, но также в Новой Зеландии, Японии, тропической Азии, в Африке и на Мадагаскаре, в тропической Америке и на островах Тихого океана.

Гудениевые — многолетние травы, полукустарники, кустарнички или кустарники с очередными или редко супротивными цельными листьями. Инулин имеется, но млечники отсутствуют. Цветки одиночные и пазушные в верхоцветных или бокоцветных, иногда головчатых соцветиях, обычно зигоморфные, редко актиноморфные или почти актиноморфные, обоеполые. Чашечка трубчатая, большей частью 5-лопастная. Венчик сростнолепестный, обычно двугубый или редко одногубый, у *брунонии* (Brunonia) 5-лопастный. Трубка венчика обычно открыта на одной стороне и лепестки часто с пленчатыми крыльями. Тычинок 5, обычно свободных от венчика, реже коротко приросших к его основанию; пыльники интрорзные, свободные или иногда соединены в трубку вокруг столбика. Диск отсутствует. Гинецей из 2 плодолистиков, с нитевидным столбиком с простым или редко 2—3-лопастным рыльцем (азиатско-австралийский род *калогина* — Calogyne); завязь нижняя, или иногда полунижняя, или даже вполне верхняя, как у австралийского рода *веллейя* (Velleia) и монотипного австралийско-тасманийского рода бруноиия, 1—2-гнездная, редко 4-гнездная; в каждом гнезде 1, 2 или много семязачатков. Рыльце окружено расположенной непосредственно под ним пыльцевой чашей, которая иногда (род *лешенолтия* — Leschenaultia) бывает 2—3-лопастной; края чаши часто бывают усажены крепкими волосками; пыльцевая чаша представляет собой вырост наружных тканей столбика и поэтому не гомологична волоскам на столбиках колокольчиков. Плод большинства гудениевых — коробочка, раскрывающаяся створками или неправильно, реже плод костянковидный (*сце-*

*вола* — Scaevola) или орех. Семена с прямым зародышем и мясистым эндоспермом или редко без эндосперма.

Почти все гудениевые, за немногими исключениями, произрастают в относительно сухих или периодически сухих местообитаниях, особенно на песчаных побережьях, открытых склонах, в саваннах, вдоль лесных опушек, а также как сорняки на сухих рисовых полях. В сложении растительного покрова сколько-нибудь существенную роль играют лишь некоторые виды сцеволы, особенно *сцевола таккада* (S. taccada, рис. 243) — кустарник с крупными обратнояйцевидными несколько мясистыми листьями, бледно-голубыми цветками и мелкими белыми ягодообразными плодами. Она растет по песчаным и скалистым морским побережьям, образуя в некоторых местах чистые насаждения. Наиболее характерна сцевола для маленьких островов, особенно для тихоокеанских атоллов.

Рис. 243. Сцевола таккада (Scaevola taccada):
1 — ветвь с цветками; 2 — цветок; 3 — столбик и рыльце; 4 — тычинка; 5 — плоды.

Цветки гудениевых протандричны и опыляются насекомыми, главным образом пчелами и бабочками. Как и у колокольчиков, тесно сомкнутые или спаянные в трубку пыльники раскрываются еще в бутоне. Но, в отличие от колокольчиковых, пыльца собирается не на волосках столбика, а откладывается в пыльцевой чаше. По мере удлинения столбика пыльцевая чаша продвигается вверх между пыльниками, постепенно собирая высыпающуюся пыльцу, которая в результате буквально переполняет ее. Мужская фаза заканчивается тем, что столбик наклоняется вниз, располагаясь над входом в горизонтальный цветок. Рыльце постепенно увеличивается в размерах и заполняет всю пыльцевую камеру, вытесняя оттуда всю пыльцу, которая остается между волосками чаши в ожидании опылителей. Насекомые, посещающие цветки гудениевых в поисках глубоко запрятанного нектара, неизбежно касаются своим телом пыльцы. Таким образом, как и у колокольчиковых, функция подачи пыльцы перешла у гудениевых от пыльников к столбику (у колокольчиковых — к волоскам, а у гудениевых — к чаше). После этого наступает женская фаза — тычинки засыхают, а рыльце готово к принятию пыльцы.

Обычно мелкие, легкие и плоские семена гудениевых с плодами-коробочками распространяются ветром. Но наряду с анемохорией имеются и другие способы распространения диаспор. Особенно интересно распространение костянок сцеволы. Косточка этих костянок очень твердая, деревянистая и иногда пробковидная. Распространяются они обычно птицами. Но у двух литоральных видов — сцеволы таккада и очень близкой к ней *сцеволы Плюмьера* (S. plumierii) косточки костянок благодаря их внешнему пробковому слою очень плавучие и в морской воде сохраняют свою всхожесть очень длительное время. Благодаря этому эти два вида получили очень широкое географическое распространение, особенно сцевола таккада (от Мадагаскара до островов Тихого океана).

## ПОРЯДОК КАЛИЦЕРОВЫЕ (CALYCERALES)

### СЕМЕЙСТВО КАЛИЦЕРОВЫЕ (CALYCERACEAE)

В этом небольшом неотропическом семействе 6 родов и около 60 видов. Все они обитают в Южной Америке, большинство в Андах. По 35—40 видов калицеровых отмечены для Аргентины и Чили, где они доходят на юге до субантарктических районов. Немногие калицеровые встречаются в Бразилии, Боливии, Парагвае и Уругвае.

Калицеровые — невысокие одно- или многолетние травы, реже полукустарнички. Листья очередные, нередко в прикорневой розетке, цельные или перистолопастные, без прилистников. Цветки мелкие, 5-членные или реже 4—6-членные, обычно обоеполые, актиноморфные

или зигоморфные, собранные на общем цветоложе в головчатое соцветие, окруженное оберткой из 1—2 рядов брактей, сросшихся между собой только в основании или на более или менее значительном протяжении. Это головчатое соцветие сильно походит как на соцветие ворсянковых, так и сложноцветных, но так как оно бокоцветного типа, то это отличает их от ворсянковых и сближает именно со сложноцветными. Чашечка по краю зубчатая или с выступами или лопастями, часто неравными. Венчик сростнолепестный, с длинной трубкой, 4—6-лопастный, створчатый (в отличие от ворсянковых, у которых он черепитчатый). Тычинок 4—6; нити их частично или полностью сросшиеся вокруг столбика, а интрорзные пыльники свободные или у основания соединенные. Гинецей из 2 плодолистиков, столбик нитевидный, с цельным головчатым рыльцем; завязь нижняя, с 1 анатропным и (в отличие от колокольчиковых) висячим семязачатком. Плод семянковидный, увенчанный (в отличие от колокольчиковых) остающимися лопастями чашечки.

У некоторых калицеровых цветки неодинаковые (диморфные): центральные стерильные и лишь краевые плодущие. Семянковидные плоды также бывают диморфными, как у рода калицера (Calycera) (рис. 244), или сросшиеся, как у рода *ацикарфа* (Acicarpha).

О биологии калицеровых сведений почти нет. Большинство из них обитают в горах, часто на почвах, бедных питательными веществами; некоторые поднимаются на значительную высоту над уровнем моря. Почти все виды семейства лишены опушения, или оно у них слабо выражено. Плоды легкие, обычно с пробковым перикарпием, который, по-видимому, защищает семя от неблагоприятных внешних воздействий. Виды, плоды у которых снабжены шиповидными выростами, обычно растут на открытых местах. Шиповидные выросты постепенно обламываются, но до того, как они исчезают, ветер успевает переместить плоды на некоторое расстояние от материнского растения.

## ПОРЯДОК СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ (ASTERALES)

### СЕМЕЙСТВО СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ, ИЛИ АСТРОВЫЕ (ASTERACEAE, ИЛИ COMPOSITAE)

Сложноцветные — самое крупное семейство двудольных растений. В нем от 1150 до 1300 родов и более 20 000 видов. Сложноцветные встречаются почти везде, где вообще возможно существование высших растений,— от тундр до экватора, от морских побережий до альпийских снегов, на бесплодных песках и на тучных черноземах.

Растения этого семейства обычно нетрудно отличить от представителей других семейств по характерному для них соцветию-корзинке. Основу корзинки образует расширенное ложе соцветия, или общее цветоложе (рис. 245), на котором располагаются тесно примыкающие друг к другу цветки. Снаружи общее цветоложе окружено оберткой, состоящей из более или менее сильно видоизмененных верховых листьев. Основная функция обертки заключается в защите цветков от неблагоприятных внешних воздействий среды. Листочки (или листики) обертки располагаются в один-два или несколько рядов. Размеры корзинок у дикорастущих сложноцветных чаще всего невелики — диаметром в пределах от одного до нескольких сантиметров. Лишь изредка корзинки крупнее — диаметром до 10—15 см, а у культивируемого *подсолнечника однолетнего* (Helianthus annuus) они достигают в поперечнике размера большого блюда — до 60 см. В то же время у многих полыней корзинки крошечные — в высоту и в ширину всего 2—4 мм. Общее цветоложе может быть более или менее плоским (как, например, у подсолнечника), но может быть также вогнутым, выпуклым, конусовидным и иной формы. Его поверхность нередко усажена пленками, щетинками или волосками. Это видоизмененные прицветники, и лишь волоски могут быть не связанными с прицветниками (т. е. иметь трихомную природу). В определенном соответствии с размером общего цветоложа находится и число цветков в корзинке. У подсолнечника однолетнего оно часто превышает тысячу, но в женских соцветиях видов рода *амброзия* (Ambrosia) всего лишь 2 цветка, а корзинки у видов рода *мордовник* (Echinops) содержат всего один цветок (рис. 246).

Цветки у сложноцветных, как правило, небольшие. Чашечка видоизменена в хохолок (иногда его также называют летучка или паппус). Хохолок состоит из более или менее значительного числа различного вида щетинок, волосков, остей, или он представлен лишь пленчатой оторочкой (коронкой). Иногда хохолок совсем исчезает, и тогда цветок полностью лишен чашечки. У более примитивных сложноцветных хорошо заметны чешуи — рудименты лопастной чашечки. Венчик сростнолепестный. Его форма очень сильно варьирует. Он бывает более или менее актиноморфным, и тогда он трубчатый; если венчик зигоморфный, тогда он чаще всего или язычковый, или так называемый двугубый. Между этими основными формами много переходных.

Тычинки, обычно в числе 5, прикреплены к трубке венчика. Нити тычинок свободные, а пыльники боковыми сторонами слипаются между собой, образуя пыльниковую трубку, через которую проходит столбик. Пыльники большей частью удлиненные, продольно вскрывающиеся, интрорзные. Редко, например у рода амброзия, пыльники свободные, а нити тычинок сросшиеся. Гинецей состоит из 2 плодолистиков со столбиком, который заканчивается 2 рыльцевыми лопастями или веточками; у стерильных цветков столбик иногда нераздельный. У плодущих цветков лопасти столбика выставляются из венчика и часто сильно расходятся. С внутренней стороны лопасти рыльца снабжены особой воспринимающей (рыльцевой) тканью. Для многих видов семейства характерно наличие так называемых собирательных или выметающих волосков, способствующих удалению пыльцы из пыльниковой трубки. Расположение этих волосков (в виде воротничка под рыльцевыми лопастями или на более или менее значительном протяжении наружной стороны лопастей), их густота и длина весьма разнообразны. Завязь нижняя, одногнездная, у основания с одним семязачатком (очень редко их два), расположенным на коротком семяносце (фуникулусе). В зрелых семенах эндосперма нет или обнаруживаются лишь его следы.

Плод сложноцветных — семянка. Это односемянный невскрывающийся плод с более или менее плотным кожистым и обычно нетолстым околоплодником, как правило, отделяющимся от семени. Лишь в очень редких случаях, как у видов неотропического рода *вульфия* (Wulffia), семянки с сочным околоплодником.

Краткие сведения о цветке и связанных с ним образованиях, о которых выше было рассказано, относятся к хорошо развитому обоеполому цветку сложноцветных. Однако далеко не у всех видов этого семейства все цветки в корзинке обоеполые и плодущие. Часто встречаются еще 2 типа однополых цветков — женские (обычно плодущие) и мужские (бесплодные), а также бесплодные цветки, в которых редуцирован и андроцей и гинецей. Корзинка может быть однородноцветковой (гомогамной), но чаще разнородноцветковой (гетерогамной). При этом центр корзинки занимают обоеполые трубчатые цветки, а по периферии лучами расходятся женские и часто ярко окрашенные язычковые цветки. В гетерогамной корзинке наблюдаются и другие комбинации цветков, различных по строению и полу.

Листья преимущественно очередные. Величина, форма и степень расчленения листовой пластинки сильно варьируют, от очень крупных, как у *белокопытника японского* (Peta-

Рис. 244. Калицера синеголовниковая (Calycera eryngioides):

*1* — верхняя часть растения с головчатыми соцветиями, окруженными оберткой; *2* — венчик цветка с выступающим столбиком; *3* — плод из центральной части соплодия; *4* — плод из периферической части соплодия.

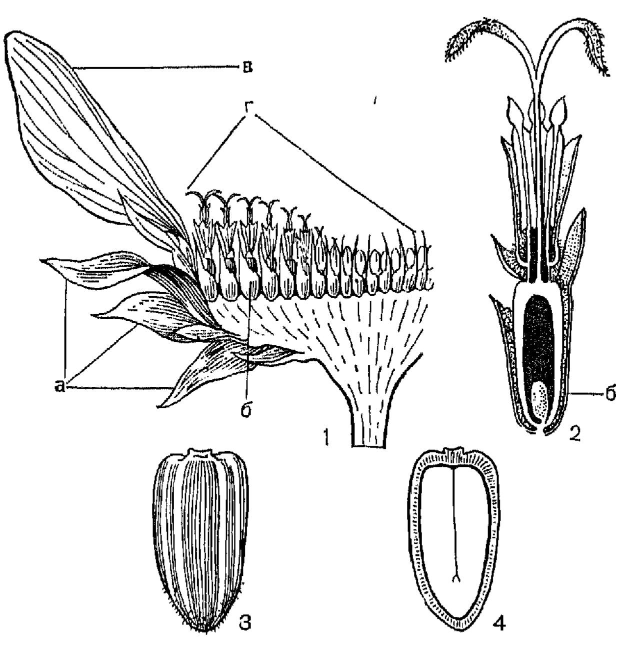



Рис. 245. Подсолнечник однолетний (Helianthus annuus):

*1* — часть соцветия корзинки в продольном разрезе; *2* — срединный цветок в продольном разрезе; *3* — плод; *4* — плод в продольном разрезе (*а* — листочки обертки, *б* — прицветник отдельного цветка, *в* — краевой цветок, *г* — срединные цветки).

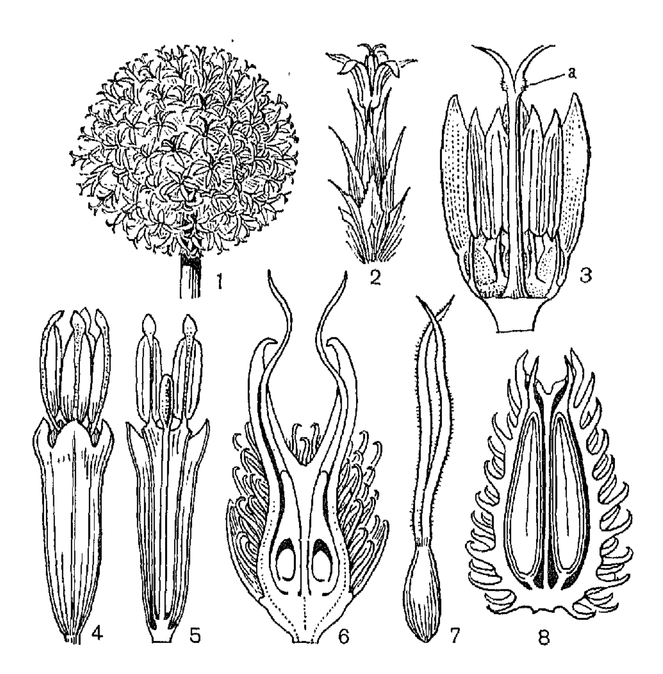



Рис. 246. Сложноцветные.

Мордовник шароносный (Echinops globifer): *1* — сложное головчатое соцветие; *2* — отдельное соцветие; *3* — цветок, венчик частично удален (а — собирательные волоски на столбике). Дурнишник восточный (Xanthium orientale): *4* — мужской цветок; *5* — то же самое в продольном разрезе; *6* — женское соцветие в продольном разрезе; *7* — женский цветок; *8* — соплодие в продольном разрезе (слегка увеличено).

sites japonicus), произрастающего на Сахалине, Курильских островах и в Японии (пластинка его цельного прикорневого почковидного листа достигает в поперечнике 1,5 м, а черешок в длину 2 м), до маленьких, очень редуцированных, как у американского *баккариса безлистного* (Baccharis aphylla) с прутьевидными фотосинтезирующими стеблями. Очень оригинальны листья у некоторых американских лиан из рода *мутисия* (Mutisia, рис. 247). У большинства сложноцветных листья характеризуются тем или иным типом перистого жилкования. Однако встречаются листья со строго параллельным или параллельно-дуговидным жилкованием, как у некоторых видов рода *козелец* (Scorzonera).

Многим сложноцветным свойственно опушение. Волоски у сложноцветных очень разнообразны: одно- или многоклеточные, жесткие и мягкие, прямые и извилистые, простые (неветвистые) или двураздельные, звездчатые. Густое опушение особенно часто хорошо выражено у видов, обитающих в условиях постоянной сухости или резкой смены температур. Так, растущий в Средней Азии *шерстолистник хлопковидный* (Lachnophyllum gossypinum) в молодом состоянии весь, как ватой, покрыт мягкими перепутанными волосками. Говоря о надземных частях, следует еще упомянуть о заметном среди сложноцветных проценте колючих растений. Колючими бывают листья и стебли.

У подавляющего большинства видов семейства развит стержневой корень. Нередко корень клубневидно утолщен, что, например, характерно для *лопухов* (видов рода Arctium). У многих видов семейства развиваются контрактильные (втягивающие) корни; у растений с прикорневой розеткой они часто обеспечивают плотное прилегание розеток к земле. У полукустарничковых и полукустарниковых сложноцветных стержневой корень обычно деревянистый, хорошо развит. Кроме того, у них формируется так называемый каудекс или стеблекорень — многолетнее образование, преимущественно побегового происхождения. Каудекс несет почки возобновления и часто служит местом отложения запасных питательных веществ. У древесной *фичии прекрасной* (Fitchia speciosa), растущей на острове Раротонга (острова Кука), имеются хорошо выраженные воздушные опорные корни. У многих сложноцветных обнаружена эндомикориза.

Большинство сложноцветных — травы, многолетние или однолетние, которые по своим размерам варьируют от очень крупных, как некоторые виды подсолнечника, до крошечных. Но среди них много также полукустарников и кустарников. Кустарники — от 1 до 5 м и лишь иногда выше (до 8 м). Встречаются среди сложноцветных и деревья, обычно невысокие. Многие древесные формы характерны для океанических островов. В составе эндемичного для Галапагосских островов рода *скалезия* (Scalesia) известны виды со стволами, достигающими в высоту более 20 м при диаметре 25—30 см, как, например, *скалезия черешчатая* (S. pedunculata). Они образуют настоящие леса. О них Чарлз Дарвин упоминает в своем знаменитом «Дневнике изысканий по естественной истории и геологии...» (более известном русскому читателю под названием «Путешествие вокруг света на корабле „Бигль“»). В Южной Африке и на Мадагаскаре произрастают двудомные древесные растения из рода *брахилена* (Brachylaena), и среди них эндемичное для Мадагаскара дерево первой величины — *брахилена мерана* (B. merana). Оно достигает в высоту 40 м и диаметра до 1 м; древесина его устойчива к гниению и высоко ценится.

Среди древовидных сложноцветных встречаются так называемые розеточные деревья. Ствол у них не ветвится или слабо ветвится и несет на верхушке крону листьев наподобие пучка или розетки. Розеточные деревья из рода *крестовник* (Senecio) достигают в высоту 7,5 м. Они характерны для ландшафтов высокогорий

африканских тропиков. Многие сложноцветные имеют подушковидную форму. Так, *хаастия подушковидная* (Haastia pulvinaris), растущая в субальпийском и альпийском поясах Новой Зеландии, образует подушки диаметром свыше 2 м и высотой 60 см. Хаастия вместе с другим подушковидным сложноцветным — *раулией необыкновенной* (Raoulia eximia) — благодаря своему светлому густому опушению хорошо выделяется среди камней.

Лианы среди сложноцветных встречаются редко. Крупные лианы известны в родах *верноння* (Vernonia), *микания* (Mikania), *мутисия* (Mutisia, рис. 247) и немногих других. Все они — обитатели теплых стран.

Среди сложноцветных немало листовых и стеблевых суккулентов; многие из них встречаются в садово-оранжерейной культуре. Наибольшее число суккулентных сложноцветных обитает на южной оконечности Африки и далее на северо-восток до Эфиопии, а также на Мадагаскаре.

Водные растения среди сложноцветных встречаются редко. Наиболее известны североамериканские *склеролепис однокорзинчатый* (Sclerolepis uniflora) и два вида рода *череда* (Bidens). Оригинальны водные мексиканские виды *пектис водный* (Pectis aquatica) с плавающим стеблем длиной около 30 см и полупогруженный *мелколепестник гетероморфный* (Erigeron heteromorphus), верхние листья у которого цельнокрайные или зубчатые, а погруженные в воду — волосовидные. Водное растение с супротивными тонко рассеченными листьями *котула урутьевидная* (Cotula myriophylloides) растет в Южной Африке.

У некоторых сложноцветных стебли видоизменены в филлокладии и принимают на себя функцию фотосинтеза. Это наблюдается, в частности, у нескольких американских видов рода бакхарис, например у *бакхариса членистого* (Baccharis articulata).

Как и у представителей порядка колокольчиковых, основной запасный углевод у сложноцветных — инулин (а не крахмал, как у большинства других двудольных).

Многие сложноцветные принадлежат к растениям, обладающим высокой степенью чувствительности к свету, которая выражается в способности раскрывать и закрывать корзинки в зависимости от интенсивности освещения. Часто эта чувствительность настолько выражена, что ее легко наблюдать, не прибегая к каким-либо приборам. Именно поэтому среди цветочных часов, которые предложил в первой половине XVIII в. К. Линней, сложноцветных особенно много. Цветочные часы — набор высаженных на небольшой площади растений, цветки которых в ясные солнечные дни откры-

Рис. 247. Лианы из рода мутисия (Mutisia):
вверху — мутисия красивая (M. pulchella); внизу — мутисия заостренная (M. acuminata).

ваются и закрываются в определенное время. Точность таких часов от получаса до часа. Для каждой местности набор растений должен быть свой, предварительно установленный наблюдениями.

Среди сложноцветных встречаются так называемые компасные растения. В полуденные часы они способны располагать свои листья ребром к падающему на них свету; при этом одна широкая сторона пластинки обращена на восток, а другая — на запад. Такое расположение листьев предохраняет от перегрева солнечными лучами и способствует уменьшению транспирации, без снижения интенсивности фотосинтеза. Компасные растения обычно обитатели открытых мест. Из таких растений хорошо известны распространенный в Евразии *латук дикий*, или *компасный* (Lactuca serriola), и североамериканский *сильфиум дольчатый* (Silphium laciniatum). Во времена, когда обширные пространства американских прерий еще были слабо освоены, положение листьев сильфиума заменяло заблудившимся охотникам компас.

Отзывчивость некоторых сложноцветных не только на свет, но и на влажность воздуха и другие атмосферные явления уже давно подмечена в народе. Поэтому виды этого семейства служат в качестве своеобразных барометров. Так, если корзинка осота огородного в более или менее ясный день не раскрывается, то на следующий день очень вероятен дождь. В литературе имеются данные и о более долгосрочных «предсказателях» погоды среди сложноцветных; указывается, например, что образование розетки листьев у *гелениума осеннего* (Helenium autumnale) связано с характером предстоящей зимы.

Подавляющее большинство сложноцветных — насекомоопыляемые растения. Ранние весенние виды умеренных областей часто имеют золотисто- или оранжево-желтые цветки в корзинке, которые хорошо выделяются на темной, еще слабо покрытой другими растениями почве. У многих сложноцветных малозаметные трубчатые цветки корзинки окружены по периферии яркими белыми, желтыми или красными крупными цветками, которые хорошо видны с большого расстояния. Эти периферические цветки нередко бесплодны и не выполняют никакой другой функции, кроме сигнальной. Насекомоопыляемые сложноцветные с небольшими корзинками, малозаметными в отдельности, обладают более или менее крупными, хорошо приметными общими соцветиями.

Насекомых, посещающих сложноцветные, привлекает нектар, обычно выделяющийся при основании столбика, а также пыльца. Основные опылители — пчелы, осы, шмели и другие перепончатокрылые, а также чешуекрылые. Более редкие опылители — мухи-журчалки (сирфиды) и иные двукрылые, а также жуки и представители других отрядов класса насекомых. Часто одно и то же сложноцветное посещается не одним-двумя, а большим числом различных видов насекомых. Есть сведения, что некоторые виды рода мутисия опыляются птицами.

У большинства сложноцветных наблюдается протандрия. Так же как у колокольчиковых, пыльники раскрываются еще в бутоне и пыльца оказывается внутри пыльниковой трубки еще до раскрытия цветков; на этой мужской фазе развития цветка столбик еще короткий и лопасти или ветви рыльца еще плотно сомкнуты; к моменту раскрытия цветка столбик удлиняется и постепенно, подобно поршню в цилиндре, выталкивает пыльцу, как это мы уже видели у представителей подсемейства лобелиевых семейства колокольчиковых.

Из особенностей, обеспечивающих успех и точность перекрестного опыления, большой интерес представляет своеобразный пыльцеподающий механизм, наблюдаемый у довольно многих сложноцветных, например у видов рода *василек* (Centaurea, рис. 248). У них имеются чувствительные нити тычинок, обладающие способностью сокращаться. Вследствие этого при прикосновении насекомых к тычинкам пыльниковая трубка опускается вниз, а находящийся под ней столбик с выметающими волосками выносит пыльцу, которая и попадает на насекомое. У многих сложноцветных имеются приспособления, обеспечивающие опыление между разными цветками в пределах одной корзинки.

В тех случаях, когда перекрестное опыление почему-либо не произошло, обычно имеет место самоопыление. Оно обеспечивается способностью рыльцевых лопастей столбика закручиваться так, что они приходят в соприкосновение с собственной пыльцой.

Сравнительно у немногих сложноцветных, например у видов рода *дурнишник* (Xanthium, см. рис. 246), наблюдается протогиния. Нередко встречается анемофилия. Она рассматривается как явление вторичное и свойственна растениям широких открытых пространств, например видам *полыни* (Artemisia); корзинки у них, как правило, мелкие, невзрачные, собранные в сложные общие соцветия.

У некоторых сложноцветных цветки клейстогамные.

Кроме нормального полового процесса у сложноцветных часто наблюдается апомиксис, особенно среди представителей подсемейства латуковых, например у рода *одуванчик* (Taraxacum).

Количество плодов весьма значительно, а во многих случаях исключительно велико.

Плоды обычно небольшие и весят ничтожно мало. Длина семянок часто не превышает 5 мм, а ширина 1 мм. Самые крупные плоды имеются у упоминавшейся древесной фичии прекрасной; они достигают в длину 5 см. Очень часто плоды-семянки снабжены волосками, щетинками, сосочками и так далее, а у некоторых антемидеевых (триба Anthemideae) семянки снаружи покрыты особыми ослизняющимися клетками, которые, видимо, способствуют прорастанию зачатков в засушливых условиях.

Среди сложноцветных много анемохоров. Первостепенное значение для этого имеет хохолок, расположенный непосредственно на верхушке семянки или приподнятый на оттянутой узкой верхушке — носике. Обычно хохолок состоит из различного строения волосков или щетинок, которые обладают гигроскопичностью и в качестве летательного аппарата могут действовать лишь в сухую погоду. Хохолок принадлежит к наиболее совершенным приспособлениям этого рода в мире растений; его положение — выше центра тяжести — особенно удачно, когда хохолок находится на носике. Вообще хохолок-парашют сложноцветных, как показывают специальные исследования, как бы рассчитан по точным законам аэродинамики; он придает семянкам значительную устойчивость в полете, повышает динамическую подъемную силу, действующую на семянку. Особенно совершенны хохолки у сложноцветных с перистыми волосками. Здесь уместно вспомнить, что первая печатная работа замечательного русского ботаника В. И. Т а л и е в а, опубликованная им в Казани в 1894 г., посвящена обстоятельному изучению механизма движения гигроскопических волосков хохолка. У *лекокарпуса перисторассеченного* (Lecocarpus pinnatifidus), эндемичного для Галапагосских островов кустарника, летательный аппарат из кроющего листа.

Очень мелкие и легкие семянки сложноцветных, как, например, у полыней, хотя и не имеют специального летательного аппарата, также частично разносятся ветром.

У сложноцветных, растущих около воды, зачатки нередко разносятся водой, например у некоторых видов *белокопытника* (Petasites), *череды* (Bidens) и др. У *хоризиса ползучего* (Chorisis repens), в СССР растущего на Дальнем Востоке на песках и галечниках морских побережий и в устьях больших рек, семянки имеют утолщенную пористую оболочку — приспособление к распространению их водой.

Среди сложноцветных немало и зоохорных видов. У пустынного эфемера *кельпинии линейной* (Koelpinia linearis) семянки усажены на спинке крючковатыми шипиками и, кроме того,

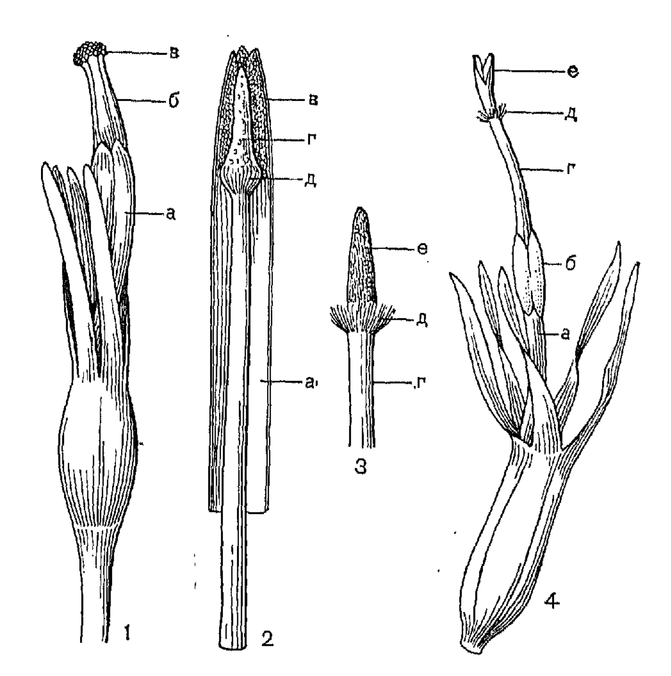



Рис. 248. Василек луговой (Centaurea jacea):

*1* — верхняя часть цветка на мужской фазе; *2* — разрез пыльниковой трубки перед вскрытием пыльников: *3* — верхушка столбика, выпутая из пыльниковой трубки; *4* — верхняя часть цветка в женской фазе после удаления пыльцы: столбик удлинился и вынес раскрывшееся рыльце (*е*); *а* — пыльниковая трубка, *б* — придатки пыльников, которые вначале закрывают верхушку пыльниковой трубки (*в* — пыльца, *г* — столбик, *д* — кольцо собирательных волосков, *е* — рыльце).

заканчиваются на конце пучком таких же шипиков, собранных в виде якоря. Благодаря этому плоды кельпинии пристают к шерсти животных и одежде человека. У лопухов при созревании семянок целые корзинки-соплодия легко отламываются от растений и благодаря цепким листикам обертки пристают к волосяному покрову животных и одежде людей. Для сравнительно небольшого числа видов отмечено и явление мирмекохории. Плоды некоторых сложноцветных рассеиваются при раскачивании их упругих стеблей или цветоносов. Это так называемые растения-баллисты. Семянки у них вовсе без хохолка или хохолок из грубых волосков, а иногда слишком короткий, чтобы быть пригодным для распространения ветром.

Есть семянки, способные отползать на некоторое расстояние от материнского растения, как, например, у *василька синего* (Centaurea cyanus) и *крупины обычной* (Crupina vulgaris). Хохолок этих растений слишком мал для анемохории. Но благодаря гигроскопическим движениям щетинок хохолка, спадающим во время дождя и растопыривающимся в сухую погоду, семянка способна ползти.

Среди сложноцветных имеются также представители, относящиеся к жизненной форме перекати-поле. Они характерны для растений,

обитающих на открытых (безлесных) пространствах, например в степях. Примером их может служить *василек раскидистый* (C. diffusa), в СССР растущий по открытым местам, главным образом на юге европейской части и на Кавказе. Другим примером является *астерискус карликовый* (Asteriscus pygmaeus). Это однолетник, распространенный от Сахары до Белуджистана и обладающий гигроскопичными листиками обертки. После созревания семянок эти листики смыкаются, и в таком состоянии растение может находиться 8—10 месяцев. Рассеивание семянок, связанное с раскрытием обертки, происходит во влажную погоду, что способствует их успешному прорастанию.

В последние несколько столетий, когда сообщение и перевозки различных грузов между материками и странами стали интенсивными, исключительная плодовитость некоторых сложноцветных в сочетании с их неприхотливостью позволила им освоить огромные новые пространства, во много раз превышающие первоначальный (естественный) ареал. Примером может служить североамериканская *кониза канадская* (Conyza canadensis), впервые появившаяся в Европе лишь в XVII в. и теперь ставшая космополитом. Хорошо известны и такие случаи, когда европейские сложноцветные, попав на другие континенты, стали там вытеснять аборигенов. Так, *чертополох поникающий* (Carduus nutans), завезенный в Северную Америку из Европы в конце прошлого столетия, теперь стал там широко распространенным и трудно искореняемым сорняком.

Из биологических особенностей семянок сложноцветных упомянем еще о наблюдаемом у многих видов этого семейства разноплодии, или гетерокарпии. Хорошо выражена гетерокарпия у *календулы лекарственной* (Calendula officinalis, рис. 249, табл. 64), широко известной за форму ее изогнутых семянок под названием «ноготки». В одной корзинке у календулы встречаются когтевидные, ладьевидные и кольцевидные семянки, а также переходные между ними формы.

Семейство сложноцветных делится на 2 подсемейства: астровые (Asteroideae), которое объединяет подавляющее большинство родов семейства и включает в себя 11—12 триб, и более однородное подсемейство латуковые (Lactucoideae), или цикориевые (Cichorioideae), к которому относят всего одну трибу. Мы имеем возможность коснуться лишь некоторых важнейших триб.

Подсемейство астровых характеризуется трубчатыми или реже двугубыми цветками; краевые язычковые цветки, когда они имеются, на верхушке с 3, реже с иным числом зубцов или последние слабо заметны. Растения со схизогенными смоляными ходами и обычно без млечников.

Триба гелиантовых, или подсолнечниковых (Heliantheae), включает свыше 210 родов, большинство из которых — аборигены Америки. По мнению Д. Бентама, Дж. Хатчинсона и А. Кронквиста, гелиантовые — самая примитивная группа сложноцветных.

В экономическом отношении наиболее важен американский род *подсолнечник* (Helianthus). В нем примерно 70 видов и среди них широко известный подсолнечник однолетний (H. annuus). Растение было привезено из Америки в Европу испанцами еще в начале XVI в. Долгое время оно росло лишь в садах, украшая их своими крупными соцветиями-корзинками. В Россию подсолнечник попал в XVII в., но только в 30-е годы XIX в. крепостной графа Шереметева крестьянин Д. И. Бокарев стал добывать из семян масло. Селекция масличных сортов подсолнечника началась в России еще в 1860 г. Другой вид рода — *подсолнечник клубневой* (H. tuberosus) — более известен под названием *топинамбур* или *земляная груша*. Топинамбур — многолетник, который дико растет в Северной Америке. Индейцы разводили его еще до прихода европейцев. Растение высотой около 1,5 м (иногда до 4 м), с подземными побегами — столонами, на концах которых образуются разнообразные по форме, величине и окраске клубни, с выпуклыми почками (глазками). Топинамбур — ценная кормовая и техническая культура.

Еще несколько гелиантовых используют как масличные растения. Таковы, в частности, *гвизотия абиссинская*, или *нуг абиссинский* (Guizotia abyssinica), известный еще под названиями рамтила и рантил и разводимый главным образом в Эфиопии и Индии, и *мадия посевная* (Madia sativa), произрастающая на западе Северной Америки и в Чили.

В качестве немасличных пищевых гелиантовых нередко культивируют 2 вида оба родом из Америки. *Спилантес огородный* (Spilanthes oleracea) теперь разводят в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Это салатное, декоративное и лекарственное растение. *Полимнию осотолистную*, или *льякон* (Polymnia sonchifolia), с древних времен разводят в Перу и в других латиноамериканских странах ради съедобных клубней, используют еще для получения сахара, инулина и спирта, а также как кормовое.

Среди сложноцветных — каучуконосов довольно популярна *гваюла* (Parthenium argentatum). Этот представитель гелиантовых — невысокий, сильно ветвистый кустарник — растет в Техасе (США) и северной части Мексики. Дает

каучук невысокого качества (много смолистых веществ).

Среди сложноцветных много сорных растений, значительная часть которых принадлежит к трибе гелиантовых. К опасным (карантинным) сорнякам относятся растения из рода *амброзия*, завезенные во множество стран из Америки. Для амброзии характерны однополые корзинки, ветроопыление и образование большого количества пыльцы, вызывающей аллергическое заболевание — сенную лихорадку. В СССР обнаружены 5 (из 30 в роде) видов амброзии, из которых наибольшее распространение имеет *амброзия полыннолистная* (A. artemisiifolia). Встречается в южных областях европейской части СССР и небольшими очагами в Казахстане и в Приморском крае.

Сорные виды рода дурнишник, а в их числе *дурнишник обыкновенный* (Xanthium strumarium), характеризуются однополыми соцветиями, причем в женских корзинках всего 2 цветка, заключенных внутри сросшейся шиповатой обертки. При созревании она твердеет и на ней образуются крючочки; благодаря этому соплодие цепляется за шерсть проходящих мимо животных и за одежду человека, часто распространяясь таким образом на далекие расстояния. Другой распространенный вид рода — *дурнишник колючий* (X. spinosum) имеет листья при основании с 2- — 3-раздельными колючками.

Исключительно плодовитая *галинсога мелкоцветковая* (Galinsoga parviflora), родом из южноамериканских Анд, теперь распространилась во многие страны мира. В СССР она уже найдена в различных областях европейской части, на Кавказе и на Дальнем Востоке и имеет тенденцию к дальнейшему расширению своего ареала.

Некоторые представители рода *череда* (Bidens) также относятся к сорным растениям. В роде 230 видов, встречаются они в обоих полушариях, но особенно много их в Америке. Виды череды часто обитают близ воды — по берегам рек, озер, болот и прудов, на орошаемых полях, по краям каналов и так далее. Семянки на верхушке с 1—8, но большей частью с 2—4 остями или зубцами, усаженными вниз обращенными шипиками; благодаря этому они легко застревают в шерсти животных, одежде человека или в перьях птиц и таким образом разносятся на далекие расстояния. Однолетнюю *череду трехраздельную* (B. tripartita) употребляют в научной и народной медицине; в настоящее время этот вид в разных странах, в том числе и в СССР, введен в культуру.

Два рода, близкие к роду череда, а именно — *космос* (Cosmos) и *кореопсис* (Coreopsis), известны благодаря наличию среди них декоративных растений. Часто разводят мексиканский

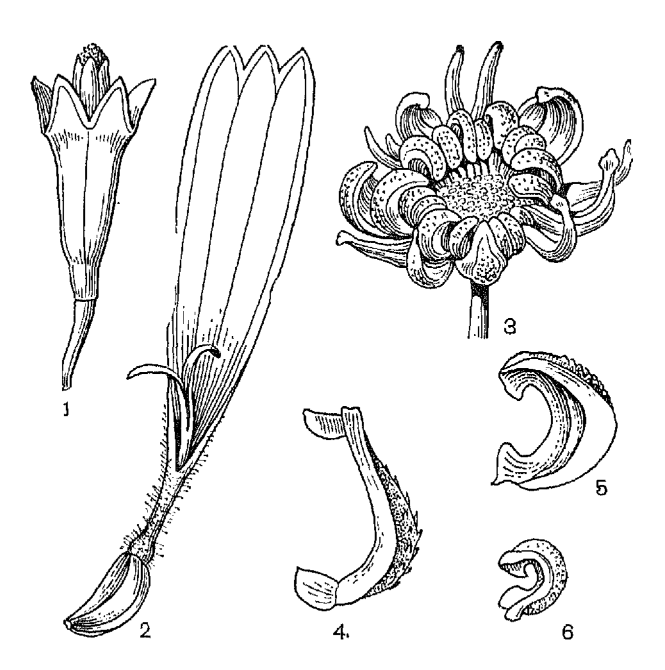



Рис. 249. Календула лекарственная, или ноготки (Calendula officinalis):

*1* — срединный цветок на мужской фазе; *2* — краевой цветок, женский; *3* — соплодие, стерильные срединные цветки опали (слегка увеличено); *4*, *5*, *6* — разные типы плодов семянок календулы.

*космос дваждыперистый* (C. bipinnatus), нередко называемый космея, и два вида кореопсиса — *кореопсис крупноцветковый* (C. grandiflora) и *кореопсис красильный* (C. tinctoria), оба родом из США.

К числу популярнейших садовых культур из трибы гелиантовых относятся виды *георгины*, или *далии* (Dahlia). Это многолетники с клубневидно утолщенными корнями. В роде около 27 видов родом из Мексики и Гватемалы. Культурные георгины относятся к числу сложных гибридов между различными видами рода. Соцветия георгинов отличаются исключительным разнообразием цветовой гаммы и формы. Имеется свыше 8000 сортов георгинов.

В североамериканском роде *циния* (Zinnia) около 22 видов. Издавна в цветоводстве для посадок на клумбах и рабатках, а также для срезки используют множество сортов *цинии изящной* (Z. elegans), происходящей из Мексики.

Североамериканские виды рода *рудбекия* (Rudbeckia) культивируют во всех частях света. Махровый сорт *рудбекии рассеченной* (R. laciniata) высотой 1,5—2,5 м, с крупными золотисто-желтыми цветками широко известен как «золотой шар».

Из видов рода *гайярдия* (Gaillardia), которых известно 28, бо́льшая часть обитает на западе Северной Америки. Как декоративные часто

разводят многолетнюю *гайярдию остистую* (G. aristata), однолетнюю *гайярдию красивую* (G. pulchella) и сложный гибрид — *гайярдию гибридную* (G. x hybrida).

Примерно 50 видов рода *бархатцы*, или тагетес (Tagetes) дико растут в Америке — от Южной Аризоны и Западного Техаса до Аргентины. 3 вида мексиканского происхождения разводят почти повсеместно. Это *бархатцы отклоненные* (T. patula), *бархатцы прямостоячие* (T. erecta) и *бархатцы тонколистные* (T. tenuifolia). Они отличаются обильным и длительным цветением, а также характерным запахом благодаря желёзкам на листиках обертки и листьях. На родине многие бархатцы используют как лекарственные и ритуальные растения. Род тагетес вместе с 15 другими родами в настоящее время выделяют в отдельную трибу тагетовые (Tageteae).

Есть среди гелиантовых и древовидные формы. Это, в частности, полинезийские роды *фичия* (Fitchia, 6 видов), *опарантус* (Oparanthus, 4 вида) и монотипный род *петробиум* (Petrobium), который эндемичен для острова Святой Елены. Оригинальные розеточные деревья из рода *эспелетия* (Espeletia) характерны для парамос Анд. Не менее оригинальны эндемичные для Гавайских островов своеобразные виды рода *аргироксифиум* (Argyroxiphium). Это монокарпические растения, среди которых особенно выделяется *аргироксифиум гавайский* (A. sandwicense) с его мощным (иногда превышающим в высоту 2 м) и эффектным общим соцветием. Внешний облик представителя близкого к аргироксифиуму *уилксии голомечелистной* (Wilkesia gymnoxiphium) в вегетативном состоянии более всего напоминает типичное однодольное. Тонкий деревянистый неветвящийся ствол (высотой до 5 м) увенчан длинными (до 30 см) цельнокрайными линейно-ланцетными листьями с параллельным жилкованием; эти листья внешне не отличаются от листьев злаков (рис. 250).

Триба астровых (Astereae) насчитывает около 135 родов, распространенных в большом числе видов по всему земному шару, но особенно обильно в умеренных широтах Америки. Многие представители астровых хорошо известны как декоративные растения.

Виды рода астры (Aster) преимущественно многолетники, но среди них есть также однолетники и кустарники. Род астра — один из самых больших в трибе, примерно 250 видов, растущих в Евразии, Северной Африке и Северной Америке, где они особенно многочисленны. Многие виды астр разводят как декоративные. В быту название «астра» очень часто прилагается не к настоящим астрам, а к единственному виду рода *каллистефус* (Callistephus). Это растение — так называемая однолетняя, или *китайская астра* (C. chinensis) — имеет крупные корзинки с нежно окрашенными цветками. Дико растет в Китае и Японии, но разводится повсеместно во множестве махровых и простых (немахровых) сортов.

Другой, еще более крупный род астровых — бакхарис (Baccharis), в котором около 400 видов, целиком американский (Центральная и Южная Америка). Некоторые бакхарисы — лишенные листьев ксерофиты, функцию фотосинтеза у которых осуществляет стебель.

В крупном роде *мелколепестник* (Erigeron) около 200 видов, распространенных на всех материках, но преимущественно в Северной Америке. В СССР около 70 видов. Многие мелколепестники декоративны, и их используют в цветоводстве.

Примерно 100 видов рода *золотарник* (Solidago) растут главным образом в Северной Америке, немногие виды в Евразии и Южной Америке. *Золотарник обыкновенный*, или *золотая розга* (S. virgaurea),— обычное растение, встречающееся часто по кустарникам, разреженным лесам и полянам; *золотарник канадский* (S. canadensis), *золотарник гибридный* (S. x hybrida) и некоторые другие виды этого рода разводят как декоративные.

Небольшой род *маргаритка* (Bellis) насчитывает всего 7 видов, обитающих в Европе и странах Средиземноморья. Род широко известен благодаря очень декоративной *маргаритке многолетней* (B. perennis), которую культивируют во множестве сортов (обычно как двулетник).

В заключение кратко упомянем о древовидных астровых. В роде *олеария* (Olearia), характерном для Австралии, а также для Новой Гвинеи и острова Лорд-Хау, насчитывается 130 видов. Большинство из них кустарники. В поясе господства жестких субальпийских кустарников в Новой Зеландии первое место по числу видов принадлежит видам олеарии. В южной части Атлантического океана, на острове Святой Елены растут эндемичные древовидные астровые — 4 вида рода *коммидендрум* (Commidendrum) и монотипный род *меланодендрон* (Melanodendron).

К трибе антемидеевых, или пупавковых (Anthemideae), относятся около 90 родов и 1400 видов, большинство в Южной Африке (в частности, в Капской области) и в Средиземноморье; широко распространены антемидеевые также в Евразии, где они часто доминируют на огромных площадях. Это в первую очередь относится к самому большому роду трибы — полыни (Artemisia). В нем около 400 видов, произрастающих почти исключительно в северном полушарии. В аридных и семиарид-

ных областях полыни являются важнейшими компонентами растительности. Велика роль полыней и как первостепенных кормовых растений, особенно в засушливых районах. Только на юге Казахстана и в северных районах Таджикистана растет *полынь цитварная*, или *дармина* (A. cina),— важное лекарственное растение, содержащее сантонин — испытанное средство против круглых глистов. Немало других видов полыни также приняты в медицине.

Род *тысячелистник* (Achillea) насчитывает около 100 видов, растущих главным образом в умеренной зоне северного полушария. Своеобразны встречающиеся в Закавказье псаммофитные сообщества с господством *тысячелистника тонколистного* (A. tenuifolia). Многие тысячелистники, в их числе *тысячелистник обыкновенный* (A. millefolium), применяют в народной медицине.

Род *антемис, или пупавка* (Anthemis), по которому дано название всей трибы, содержит до 150 видов, обитающих в Евразии, Средиземноморье, Западной Азии, а также в Африке. Цветки *пупавки красильной* (A. tinctoria) пригодны для окраски тканей и инсектицидны, а однолетняя *пупавка собачья* (A. cotula) сорное; оба вида применяют в народной медицине.

Большой популярностью пользуются «ромашки». Под ними подразумевают пахучие травянистые растения из несколько близких друг другу родов. Срединные трубчатые цветки в корзинке у ромашек желтые, а расположенные на периферии корзинки язычковые цветки (лепестки) обычно белые. *Настоящие ромашки* (виды рода Matricaria) — однолетники с коническим и внутри полым общим цветоложем. Наиболее известны *ромашка аптечная*, или *ободранная* (M. recutita), и лишенная язычковых цветков *ромашка ромашковидная*, или *пахучая* (M. matricarioides).

Из рода *пижма* (Tanacetum), насчитывающего около 80 видов, широко распространена *пижма обыкновенная*, или *дикая рябинка* (T. vulgare),— одно из самых старинных лекарственных растений. Многие виды пижмы, особенно из той группы видов, которая часто выделяется в род *пиретрум* (Pyrethrum), способны накапливать особые вещества — пиретрины; они ядовиты для насекомых и других беспозвоночных, но безвредны для теплокровных животных и человека. Поэтому они с древности известны как инсектицидные растения. Основным источником для получения пиретрина, высокоценимого на мировом рынке, служит введенная в культуру *пижма цинерариелистная*, или *далматская ромашка* (T. cinerariifolium), родом с Балканского полуострова, а также *пижма розовая* (T. roseum) и близкая к ней *пижма красная* (T. coccineum) с Кавказа (бо-

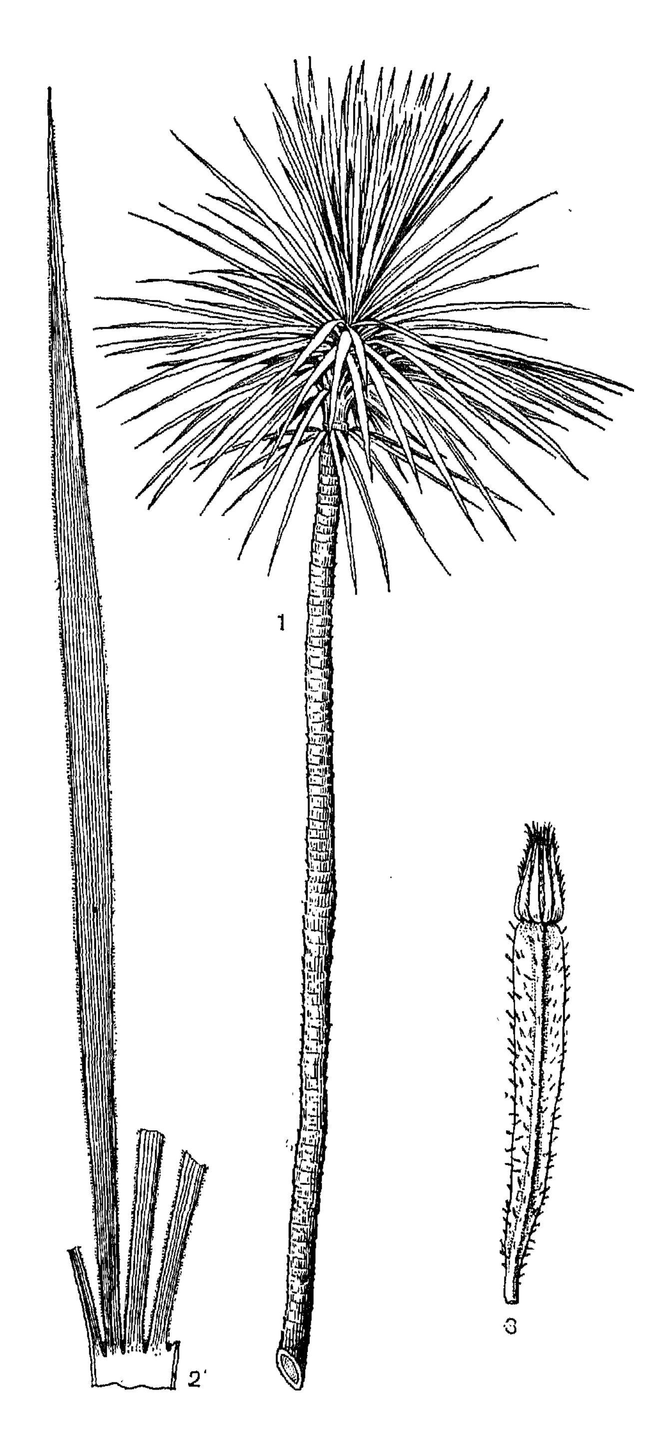



Рис. 250. Уилксия голомечелистная (Wilkesia gymnoxiphium):

*1* — верхняя часть растения (в вегетативном состоянии); *2* — лист с параллельным жилкованием; *3* — семянка.

лее известные как персидская и кавказская ромашки).

Некоторые антемидеевые используют как пряноароматические растения. Таковы, например, культивируемые полынь *эстрагон*, или *тархун* (Artemisia dracunculus), и *бальзамический кануфер* (Balsamita major). Эстрагон широко культивируют во многих странах. В пищу используют ароматные листья для салатов, в качестве приправ к различным блюдам, а также для засолки овощей и в ликерно-водочном производстве. *Полынь горькая* (A. absinthium) прославилась в ликерно-водочном производстве (напитки «абсент», «вермут» и др.).

К антемидеевым относятся и всем знакомые *хризантемы*. Собственно хризантемы, т. е. виды и поныне относимые к этому роду (Chrysanthemum), представлены всего 3 однолетниками, дико произрастающими в Северной Африке и в Европе, разводимые в открытом грунте. Таковы *хризантема килеватая* (C. carinatum), происходящая из Северо-Западной Африки, и *хризантема увенчанная* (C. coronarium), дикорастущая в Средиземноморье. Как заносное и одичавшее, а также в культуре часто встречается еще *хризантема посевная* (C. segetum).

Многолетние хризантемы с пышными махровыми соцветиями-корзинками разнообразной окраски в настоящее время относят к роду *дендрантема* (Dendranthema), насчитывающему около 50 видов, распространенных в умеренной Евразии от Европы до Японии. Они принадлежат к числу важнейших оранжерейных культур. Культивируемые дендрантемы происходят из Китая и Японии. Самые распространенные в культуре сорта связаны с двумя видами: *дендрантемой индийской*, или *хризантемой мелкоцветковой* (D. indica), и *дендрантемой шелковицелистной*, или *хризантемой крупноцветковой*, или *китайской* (D. morifolia). Как велико число сортов хризантем, можно судить по тому, что только среди крупноцветковых их свыше 5 тыс.

В Китае и Японии культура хризантем известна с глубокой древности, и в этих странах они занимают положение фаворитов среди культивируемых цветковых растений. В Японии хризантемы стали национальным цветком — символом солнца, дающего начало всему живому. Стилизованное изображение 16-цветковой «императорской золотой хризантемы» служит государственным гербом, а один из высших японских орденов называется «Орденом Хризантемы». Кроме того, ежегодно в октябре Япония пышно отмечает национальный праздник хризантем. В Европе, США и других странах культура хризантем, получившая широкое развитие лишь в XIX в., теперь очень распространена. Хризантемы ценятся не только за их замечательную красоту и разнообразие красок и форм своих соцветий, но также и за то, что они цветут поздней осенью и ранней зимой, когда другие декоративные растения уже отцвели.

В заключение упомянем еще о *нивянике обыкновенном* (Leucanthemum vulgare), народное название этого вида — луговая ромашка, или поповник. Венки «из ромашки» делают именно из нивяника. Нивяник обыкновенный вместе с другим близким видом — *нивяником наибольшим* (L. maximum)—культивируют как декоративные.

Среди антемидеевых нет деревьев и крупных кустарников, зато много кустарничков и полукустарников. Их стебли, в некоторых случаях достигающие значительной толщины, иногда одревесневают на большом протяжении.

В небольшой трибе арктотисовые (Arctoteae) всего 16 родов и 200 видов. Все они встречаются только в Старом Свете, большинство — в Южной Африке. Большой интерес вследствие своих необычных морфологических особенностей представляет *гунделия Турнефора* (Gundelia tournefortii, табл. 64) — единственный вид в роде, распространенный от острова Кипр и Сирии до Южного Закавказья, Ирана и Туркмении. Это колючее растение с млечным соком, что среди подсемейства астровых встречается редко. Тесно скученные корзинки срастаются друг с другом в шаровидно-головчатое или яйцевидное соцветие второго порядка, окруженное колючими верхушечными листьями. В каждой корзинке 5—7 цветков, но плодущим из них является всего только один — центральный. Сравнительно крупные семянки (длиной до 1,75 см) заключены в твердое покрывало, образованное сросшимися листиками обертки. Положение рода гунделия среди арктотисовых подвергается сомнению.

Небольшое число арктотисовых, чаще всего видов африканского рода *газания* (Gazania), культивируют как декоративные.

Триба инулеевые, или девясиловые (Inuleae), — вторая по числу родов триба (после гелиантовых) — их в ней около 180, видов — около 2100. Большинство инулеевых обитает в Старом Свете; среди них в Южной Африке и в Австралии много эндемиков.

Род *инула*, или *девясил* (Inula), насчитывает около 100 видов в Евразии (от Канарских островов до Японии), в Африке и на Мадагаскаре. Корни и корневища видов девясила, в первую очередь *девясила высокого* (I. helenium), с древних времен употребляют как лекарственное средство «против девяти недугов» — отсюда русское название рода. Кроме того, некоторые девясилы используют как декоративные и красильные растения. Очень эффектен эндемик

Кавказа *девясил великолепный* (I. magnifica), достигающий в высоту 2 м и несущий крупные (диаметром до 15 см) корзинки.

Самый крупный род трибы — *гелихризум*, или *цмин* (Helichrysum), содержит примерно 500 видов, распространенных в Евразии, Африке, на Мадагаскаре, в Австралии и в Новой Зеландии. Многие цмины декоративны и вместе с другими сложноцветными, имеющими яркие и долго сохраняющие окраску и форму листики обертки (например, *гелиптерум* — Helipterum и *аммобиум* — Ammobium), относятся к числу так называемых бессмертников или иммортелей. Они служат для составления зимних букетов, венков и гирлянд.

Второй по величине род трибы — *гнафалиум*, или *сушеница* (Gnaphalium). В нем до 300 повсеместно распространенных видов. Широко распространенная *сушеница топяная* (G. uliginosum) используется в научной и народной медицине.

К роду *эдельвейс* (Leontopodium) принадлежат многолетние травы, корзинки которых обычно скучены в более или менее плотные клубочки или сложные полузонтики и большей частью окружены простертыми войлочно опушенными прицветными листьями, образующими характерную фигуру — «звезду». Виды рода эдельвейс (их около 30, а по другим данным до 40) встречаются в горных районах Евразии — от Европы до Японии; их нет, однако, в Западной Азии. Некоторые эдельвейсы поднимаются в горы до высоты 5000 м над уровнем моря. Особенно известен *эдельвейс альпийский* (L. alpinum) со снежно-белыми, сверху толсто войлочно опушенными верхушечными листьями, образующими правильную многолучевую «звезду»; в СССР этот вид встречается в Карпатах.

Во внетропических областях (за исключением Африки) часто встречаются виды рода *антеннария*, или *кошачья лапка* (Antennaria). Особенно широко распространена мягко войлочно опушенная *антеннария двудомная* (A. dioica). Цветки у одних особей только женские и плодущие; у других — обоеполые и бесплодные. Растение применяют в медицине и, кроме того, наряду с несколькими другими видами этого рода разводят как декоративное.

В умеренных широтах некоторые инулеевые представлены небольшими, а иногда даже крохотными однолетниками из родов *микропус* (Micropus), *эвакс* (Evax), *жабник* (Filago) и некоторых других. Это обычно шерстисто или войлочно опушенные травы сухих открытых мест.

К трибе сенециевые, или крестовниковые (Senecioneae), относится около 115 родов и 3200 видов, распространенных по всей Земле. Главный род трибы — *сенецио*, или *крестовник* (Senecio, табл. 64), едва ли не самый крупный среди мира растений; в нем около 1500 видов, распространенных повсеместно от Арктики до тропиков, но главным образом в Южной Америке, Средиземноморье и в умеренных областях Азии и Америки. Для крестовников характерно большое разнообразие жизненных форм: одно-, дву- и многолетние травы, лианы, кустарнички и кустарники, различного рода суккуленты. О необычных по форме и экологии розеточных деревьях из рода крестовник говорилось выше. Некоторые крестовники — важные лекарственные растения. К крестовникам близки роды *цинерария* (Cineraria, около 50 видов в Африке и на Мадагаскаре) и *бузульник* (Ligularia, 120 видов в умеренной Евразии). Оба рода богаты декоративными видами.

*Мать-и-мачеха* (Tussilago farfara) из крестовниковых — корневищное ранневесеннее растение, цветущее до появления листьев. Мать-и-мачеха — монотипный род, широко распространенный в Евразии и в Северной Африке.

Близким к мать-и-мачехе является род многолетних корневищных трав *белокопытник* (Petasites); 18 его видов растут в умеренных и холодных областях северного полушария. Это двудомные (или почти двудомные) растения, часто обитающие на песчаных отмелях рек, озер и по галечникам. Нередко виды белокопытника образуют крупные заросли.

В роде *арника* (Arnica) свыше 30 видов, обитающих в северном полушарии. В горах они встречаются в альпийском и субальпийском поясах, а на севере растут вплоть до тундровой зоны. *Арника горная* (A. montana) и другие виды — лекарственные и декоративные.

Высокими декоративными качествами обладают виды рода *дороникум* (Doronicum), представители которого дико растут в горах умеренных областей Евразии и Северной Африки.

На острове Хуан-Фернандес встречаются оригинальные розеточные деревья — роды *робинсония* (Robinsonia, 6 видов) и монотипный род *ретинодендрон* (Rhetinodendron). Робинсония иногда ведет эпифитный образ жизни на древовидных папоротниках.

К трибе календуловые, или ноготковые (Calenduleae), относится всего 8 родов и около 115 видов. Почти все они дико встречаются только в Старом Свете, главным образом в Африке и в Средиземноморье. Более других, особенно в умеренных широтах, известен род *календула* (Calendula), в котором около 20 видов, большинство в Средиземноморье. *Календулу лекарственную*, или *ноготки* (C. officinalis, табл. 64), издавна культивируют как декоративное и лекарственное; кроме того, из этого растения получают безвредный краситель

для пищевых продуктов (например, сливочного масла).

Триба евпаториевые, или посконниковые (Eupatorieae), насчитывает до 160 родов и около 2000 видов, встречающихся преимущественно на Американском континенте. В роде *посконник* (Eupatorium) в зависимости от того, в каком объеме понимается этот род, насчитывается от 40 до 600 видов. Род посконник в узком его понимании распространен в Евразии и в восточной части Соединенных Штатов Америки. Некоторые посконники разводят как декоративные. Есть среди них также лекарственные растения.

Сравнительно небольшой род *агератум* (Ageratum) представлен 43 видами, встречающимися в тропических областях Америки. Теперь повсеместно можно встретить в садовой культуре мексиканский *агератум Хустона* (A. houstonianum) — одно из лучших бордюрных растений.

К трибе вернониевые (Vernonieae) относятся 70 родов и около 1460 видов, произрастающих преимущественно в тропической Америке. Однако виды самого большого рода *вернония* (Vernonia), которых около 1000, распространены в Америке (около половины всех видов), в Африке и в Юго-Восточной Азии. Вернонии — травы, кустарники и невысокие деревья. Около 10 видов этого рода применяют в медицинских целях.

Триба цинаровые (Cynareae) насчитывает примерно 80 родов, характерных для Евразии (и особенно для Западной Азии) и стран Средиземноморья.

Примерно 600 видов *кузиний* (Cousinia) распространены главным образом в Западной и Средней Азии. Травы (иногда монокарпические) или полукустарники, часто с колючезубчатыми листьями и с листиками обертки, заостренными в крепкое остроконечие. Растительные сообщества с господством кузиний — кузинники, или колючетравники, занимают видное место в растительном покрове верхнего пояса гор Памиро-Алая и Западного Тянь-Шаня (а фрагментарно — и Закавказья).

В роде *василек* (Centaurea) около 550 видов. Иногда этот род расчленяют на большое число (до 50) отдельных родов. Краевые (периферические) цветки у васильков бесплодные, иногда увеличенные, листики обертки обычно с бахромчатым или колючим придатком. Ранее был широко распространен *василек синий*, или *посевной* (C. cyanus),— сорное, но одновременно лекарственное растение, а также *василек луговой* (C. jacea, рис. 248). Оба эти вида, как и другие васильки, хорошие медоносы.

В крупном роде *соссюрея* (Saussurea) примерно 350 видов. Большинство из них встречается в Гималаях и в Китае. Интересны некоторые биологические особенности соссюрей, растущих в крайних условиях высокогорий. Необычна, в частности, *соссюрея обернутая* (S. involucrata). У этого вида тесно скученный на верхушке стебля щиток из корзинок обернут расширенными и окрашенными прицветными листьями. Общее соцветие погружено в покрывало из этих прицветных листьев; помимо защитной функции, они, видимо, способны играть и роль «вывесочного аппарата» для привлечения насекомых.

Еще один крупный род — *наголоватка* (Jurinea) — охватывает почти 300 евразиатских видов. Около половины из них встречаются в СССР и многие эндемичны для гор Средней Азии и Кавказа.

В роде *бодяк* (Cirsium) 250—300 видов в Евразии, Северной Африке, а также в Северной и Центральной Америке. Часто встречаются колючие *бодяк полевой* (C. arvense) — очень трудноискореняемый сорняк, а также *бодяк огородный* (C. oleraceum) и *бодяк обыкновенный* (C. vulgare). В Эфиопии растут гигантские бодяки, высота которых превышает 4 м; таков, например, *бодяк Энглера* (C. englerianum).

Уже упоминалось, что среди сложноцветных немало колючих растений. Среди них первое место по числу видов принадлежит представителям трибы цинаровых. Помимо бодяков, к ним относятся многие *чертополохи* (род Carduus, в котором 100—120 видов в Евразии и Африке, заносные встречаются также в Америке и в Австралии). Колючестью отличаются также виды родов *татарник* (Onopordum), *колючник* (Carlina) и др.

Оригинальна *расторопша пятнистая* (Silybum marianum), которая носит название «остро-пестро». Этот вид имеет зеленые лоснящиеся, сильно колючие листья («остро») с белыми пятнами и разводами («пестро»). Семянки расторопши применял с лекарственной целью еще Гален. Их используют также в современной медицине (входят в состав препарата холелитин).

К роду расторопша близок *артишок* (Cynara). *Артишок колючий*, или *настоящий* (C. scolymus), в дикорастущем состоянии неизвестен. Родина — Средиземноморье, где растет его предок — *кардон*, или *испанский артишок* (C. cardunculus). Оба вида возделывают как овощ главным образом в Южной Европе; в СССР культивируют редко, преимущественно в Краснодарском крае. Артишок настоящий относится в кулинарии к числу деликатесов. Он ценился как изысканнейший овощ еще в глубокой древности (изображение артишока найдено в развалинах храма близ Фив). В пищу употребляют мясистое цветоложе нераскрывшихся кор-

зинок вместе с утолщенными основаниями чешуй нижних рядов обертки. У кардона съедобны черешки и главные жилки листьев.

К трибе цинаровых относится род серпуха (Serratula), почти 70 видов которого распространены в Евразии (из них около 30 в СССР) и Северной Африке. Некоторые виды использовали для получения желтой краски. Однако еще с древних времен гораздо более известно другое красильное растение — *сафлор красильный* (Carthamus tinctorius), культивируемое во многих странах, в том числе в СССР. Масло из семян сафлора пригодно в пищу, его также употребляют в парфюмерии и технике.

Род *лопух* (Arctium) насчитывает примерно 8 типично двулетних видов. Это обычные рудеральные и сорные растения. Вместе с тем лопухи — медоносы, а их корни — старинное лекарственное средство. Особенно известен настой корней лопуха на миндальном или оливковом масле, так называемое репейное масло.

*Кникус благословенный*, или *волчец*, или *кардобенедикт* (Cnicus benedictus),— однолетняя трава; в дикорастущем виде встречается в Причерноморье, на Кавказе и в Средней Азии. Культивируется как лекарственное и как компонент, необходимый при изготовлении горьких ликеров.

В последние годы заметное место среди лекарственных растений занимает *левзея сафлоровидная*, или *маралий корень* (Leuzea carthamoides). В СССР этот вид встречается главным образом в Сибири, особенно на Алтае, в Кузнецком Алатау и в Саянах, обитая на субальпийских лугах.

На гористых тихоокеанских островах Хуан-Фернандес растут 3 древовидных представителя трибы — 2 вида рода *центауродендрон* (Centaurodendron) и 1 вид рода *юнквея* (Yunquea). Роды *мордовник* (Echinops) и *акантолепис* (Acantholepis) имеют настолько своеобразную морфологию, что нередко отделяются от остальных цинаровых в особую трибу. Главное отличие от остальных сложноцветных — одноцветковые корзинки, собранные в шаровидное или овальное соцветие второго порядка, снабженное более или менее развитой общей оберткой. В роде мордовник около 125 видов, около половины видов встречаются в СССР, притом большинство из них эндемичны для Средней Азии и Закавказья. Многие мордовники — хорошие медоносы, некоторые очень декоративны. Большое значение приобретают лекарственные виды этого рода.

Триба мутисиевые (Mutisieae) заключает около 90 родов и до 1000 видов. Большинство мутисиевых — обитатели южного полушария, особенно Анд. Лишь несколько родов представлены в Старом Свете. Это прежде всего род *гербера* (Gerbera), включающий около 35 видов, многие из которых южноафриканские. Некоторые виды издавна культивируются в садах, привлекая внимание своими длинными ярко и разно окрашенными цветками, расположенными по периферии корзинки.

Небольшой азиатский род *лейбниция* (Leibnitzia), названный в честь известного немецкого ученого и философа Г. В. Лейбница (1646—1716), имеет два рода корзинок: весенние — гетерогамные, с краевыми пестичными цветками и цветками диска обоеполыми; осенние — гомогамные, со всеми цветками обоеполыми и клейстогамными.

Южноамериканский род *мутисия* (Mutisia, около 60 видов) представлен прямостоящими или лазящими кустарниками с листьями, часто снабженными усиками (см. рис. 247).

Среди мутисиевых немало древовидных форм.

У подсемейства латуковые все цветки в корзинке язычковые и оно характеризуется, кроме того, наличием млечных ходов в корнях, стеблях и листьях. В виде исключения встречаются латуковые со смоляными ходами (как у астровых). К подсемейству относят только 1 трибу — латуковые (Lactuceae). Представители трибы, которая включает около 70 родов и 2300 видов, произрастают главным образом в северном полушарии.

В роде *цикорий* (Cichorium) всего около 10 видов, 4 из них встречаются в СССР. Широко распространен и больше других известен многолетний *цикорий обыкновенный* (C. intybus). Несколько сортов этого вида разводят ради утолщенных корней. Из них получают продукт «цикорий», который добавляют в кофе или употребляют как его заменитель. Отвар корня — лекарственное средство. Однолетний *цикорий эндивий* (C. endivia), так же как и цикорий обыкновенный,— салатное растение, широко культивируется главным образом в странах Средиземноморья, изредка — на юге СССР.

Большой род *скерда* (Crepis) обнимает более 200 видов, произрастающих в Евразии, Африке и Северной Америке. Некоторые виды скерды с небольшим числом крупных хромосом служат классическим объектом генетических исследований.

В роде *козелец* (Scorzonera) около 170 видов, распространенных от Центральной Европы и Средиземноморья до Восточной Азии; большинство обитает в засушливых областях. В СССР около 80 видов, преимущественно на Кавказе и в Средней Азии. Листья многих козельцов с параллельным или параллельно-дуговидным жилкованием. Двулетний *козелец испанский* (S. hispanica) культивируют главным образом в Европе и Америке как овощ — так называемый сладкий, или черный, корень;

ранее это растение разводили для лечения змеиных укусов. Подземные части некоторых видов, особенно полукустарникового *тау-сагыза* (S. tau-saghyz), содержат каучук.

В роде *козлобородник* (Tragopogon) от 50 до 100, а по мнению некоторых авторов даже до 150 видов. Они довольно широко распространены в Евразии и Северной Африке, а один вид встречается в Южной Африке; многие из них кормовые и медоносы. Средиземноморский *козлобородник пореелистный*, или белый *овсяный корень* (T. porrifolus), со съедобными корнями — древняя южноевропейская овощная культура.

В экономическом отношении из всех латуковых наиболее важен род *латук* (Lactuca). В нем 100—150 видов в Евразии и тропической Южной Африке, немногие — в Северной Америке. *Латук посевной*, или *латук-салат* (L. sativa), разводили еще в древности, а ныне это однолетнее овощное растение распространено повсеместно и во множестве сортов. Компасное растение *латук дикий* (L. serriola) обладает высокими кормовыми достоинствами. Некоторые виды латука, иногда выделяемые в особый род *молокан* (Mulgedium),— обременительные сорняки. Таков, например, *латук* (*молокан*) *татарский* (Lactuca tatarica, Mulgedium tataricum), способный быстро размножаться за счет многочисленных придаточных почек на корнях и почек возобновления на корневищах. Некоторые латуки содержат затвердевающий на воздухе млечный сок лактукарий — старинное снотворное средство, поныне применяемое в гомеопатии.

В роде *осот* (Sonchus) около 50 видов, дикорастущих в Евразии, Средиземноморье, на островах Атлантического океана и в тропической Африке. Многолетний *осот полевой*, или *желтый* (S. arvensis),— трудноискоренияемый сорняк, часто засоряющий посевы, особенно яровых культур.

У двух родов травянистых многолетников трибы латуковых особенно часто наблюдается апомиксис. Это очень большой по числу видов род *ястребинка* (Hieracium), в котором насчитывают до 1000 видов, а также род *одуванчик* (Taraxacum), у которого примерно 70 крупных и несколько тысяч мелких видов (в зависимости от точки зрения систематика на объем вида). Большинство ястребинок обитают в умеренной и холодной зонах северного полушария, многие в горах (а в тропиках — только в горах). Некоторые ястребинки употребляют в народной медицине и культивируют как декоративные. Одуванчики относятся к числу тех немногих растений, которые большинству жителей северного полушария хорошо знакомы с раннего детства. Некоторые виды этого рода в огромном числе встречаются в садах и парках, на газонах, вдоль дорог, у арыков и так далее. Русское название «одуванчик» отражает особенность видов этого рода: его семянки с хохолком легко сдуваются — отлетают от общего цветоложа даже при легком дуновении.

Некоторые одуванчики применяют в научной и народной медицине, например экстракт корней *одуванчика лекарственного* (T. officinale). Два вида — *кок-сагыз* (T. kok-saghyz) и *крым-сагыз* (T. hybernum) — прежде культивировали как каучуконосы. На Британских островах уже с давних времен изготовляют очень приятное и популярное в Англии вино из цветков одуванчика. Читатель, возможно, помнит очаровательную фантастическую повесть Р. Брэдбери «Вино из одуванчиков», в которой использован этот совершенно реальный для англичан факт.

Среди латуковых особенно много травянистых растений, в том числе однолетних. Тем не менее изредка встречаются древовидные формы, как, например, род *дендрозерис* (Dendroseris), эндемичный для острова Хуан-Фернандес.

# УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РОДОВ И СЕМЕЙСТВ РАСТЕНИЙ

## А


Абелиофиллум 371, 372, 373
Абелия 376, 381
Абельмосхус 132, 134, 135
Абрикос 185, 186
Абрус 196
Аверроа 276, 277
Авиценния 223, 400, 402, 403
Авран 422, 424, 426
Аганетес 88, табл. 12
Агатея 41
Агатосма 238, 239, 240, 241
Агелея 201
Агератум 474
Аглайя 253, 254
Агонандра 318, 319
Адансония 128, 130
Аденантера 196
Аденантос 345, табл. 46
Адениум 359, 360, 361, табл. 7
Адения 36, 37, 38, 39
Аденокалимма 429
Аденоплея 420
Адина табл. 48
Адинандра 23
Адокса 378
Адромисхус 165, 166
Азалия 92
Азима 317
Азистазия 445
Азорелла 302, 307, 308
Азорина 449, 450, 453
Айва 184, 185
Айения 121
Айлант 246, 247
Айован 309
Акалифа 139, табл. 20
Акант 444, 445, 446, 447, табл. 62
Акантовые 350, 444, табл. 62
Акантолепис 475
Акантопанакс 297, 298
Акантосирис 323
Акантосициос 55, 56
Акация 50, 196, 199, 252, 276, 326, табл. 28
Аквилария 143, 144
Акротрема 11
Актинидиевые 9, 86, табл. 11
Актинидия 86, 87, табл. 11
Актиподиум 217
Актинолема 306
Актиностемма 61
Актинотус 305
Алангиевые 149, 289
Алангиум 289, 290
Алекса 190, 192
Алектра 427
Алеуритес табл. 20
Алисикарпус 194
Алкана 394, 396
Алланблакия 28, 29, 30, 31
Аллантома 236
Аллантоспермум 273
Аллексис 40, 44
Аллеманда 359, 361
Аллоплектус табл. 61
Аллофилус 259, 262
Алоизия 400, 402, 404
Алона 414
Алонсоа 423
Алтей 133, 135
Алыча 186
Альбиция 190
Альдрованда 172, 174, 175
Альнифиллум 98, 100
Альсеосмия 375
Альстония 359, 360, 361
Амблиантопсис 108
Амблиантус 108
Амброзия 462, 464, 469
Амбурана 195
Аметистея 410
Амиема 326
Аммания 206, 209
Амми 309
Аммобиум 473
Аммоброма 399
Аммодендрон 194
Амореуксия 46
Аморфа 193
Ампелозизифус 333
Амурский бархат 239, 240, 242
Амфиблемма табл. 31
Амфикома 430, 431
Амфилофиум 430
Амфиптеригиум 257
Амхерстия 191, 201
Анакардиевые 148, 256, табл. 35
Анакардиум 256, 257, 258, табл. 36
Анастатика 71
Ангилокаликс 192
Ангофора 219
Андрахна 137
Андросифония 37
Анемопегма 428
Анехитес 359, 361
Анизадения 271, 272
Анизоптера 125
Анизотома 361
Анизофиллея 231, 232
Анингерия 105
Анис 308
Аннеслея 23
Аногейссус 223
Аноптерус 154
Антемис 471
Антеннария 473
Антидафна 327, 328
Антидесма 138
Антоболус 320, 321, 323
Антобриум 75,76, 77
Антоклейста 351, 353
Антония 352, 353
Антоспермум 355
Анхиетея 41, 43, 45
Анхуза 395
Анцистротирзус 36
Аотус 190
Апахерия 15
Апельсин 56, 158, 238—245, 284
Аподитес 311
Апофиллиум 66
Аппендикулярия 213
Аралиевые 149, 297, табл. 41
Аралия 297, 299, 301
Арахис 197, 198
Арбуз 54, 55, 57, 56, 67, 244
Арбутус 93
Аргания 103
Аргилия 428, 429, 430
Аргироксифиум 470
Аргузия 393, 396
Ардисиандра 112
Ардисия 106, 107, 108, табл. 16
Аристотелия 116
Арктерика 93
Арктопус 302, 305, 307, 308
Армерия 272, 273
Арнебия 397
Арника 473
Арония 473
Аррабидея 431
Арракача 309
Артишок 474
Арходендрон 192
Архона 318, 320, 323
Арцеутобиум 327, 328, 329, табл. 43
Асара 34, табл. 5
Асперуга 394, 398
Аспидосперма 359
Астерискус 468

Астеролинон **110**
Астеропейя 23
Астиантус 428
Астильба 160, 162
Астра 470
Астрагал 123, 199
Астранция 304, 308, 309, табл. 42
Астрокарпус 75
Астрония 214
Астротрихилия 254
Атропа **414**
Аугея 247, 249
Аукуба 293, **294**
Аукубовые 149, 293
Афанопеталум 151
Афеландра 446
Афзелия 194, 196, 199
Афонсея 192
Афрокрания 293
Афромозия 190
Ахименес 438, 439
Ацена 179, 181
Ацикарфа 462
Ациоа 187, 188
Ацифилла 303
Ашеттеа **332**, 333

## Б

Багряник 190, 196
Багульник 88, 90, 91, 92
Бадан 162, табл. 22
Бадриджан 416
Базилик 407, 410
Байрония 311
Бакаутовое дерево 249
Баклажан **415**, 416
Баклия 320, 321
Бакхарис 463, 465, 470
Баланитес 251, **252**, 253
Баланитовые 148, 251
Баланофора **331**, 332
Баланофоровые 146, 329
Бальзаминовые 149, 280, табл. 38
Бальзамовое дерево 255
Бальса **130**
Бальтасария 23
Бамия 135
Банистериопсис 284
Банксия 340, **343—345**, 347, табл. 46
Баобаб 130, **131**, табл. 19
Баптизия 196
Барвинок 358, 360
Барклия 190
Барлерия 446
Баррингтония 234, **235**, 236
Бархатное дерево 238, 240, 245, табл. 34
Бархатцы 470
Батат 388, 389, 400
Баугиния 190, 200, 201
Бауэрия 151
Бегониевые 8, 61, 63
Бегониелла 63, 64
Бегония 63, 64
Бедренец 306
Бежария 89, 92
Беза 314
Беика 438
Беккея 217
Белена 414, **415**
Белладонна 414
Беллендена **341**, 345, 346
Беллуция 216
Белозор **170**, 171
Белозоровые 146, 170
Белокопытник 463, 467, 473
Бельмонтия **368**
Бембиция 34
Бенинказа 57
Бенкомия 181
Бергамот 242, 243, 244
Бергия 32, 33
Бересклет 313, 314, **315**, 316
Бересклетовые 149, 309, 313
Бернексия 97
Беррия 117, 119
Берсим 199
Бертоллетия 235, 236
Берхемия 333
Беслерия 436
Бетсония 75
Бешеный огурец 55, 56
Библис **158**, **159**
Библисовые 146, 158
Бигардия 243
Бигнониевые 350, 427, табл. 58
Бигнония 431
Бикса **45**, 46
Биксовые 8, 45
Биллардьера 157
Биллия 266, 267
Биовулярия 441, 443
Биофитум 276
Бирсокарпус 201
Бирсонима 283, 284
Бирючина 370, 375
Блефарис 445, 446
Блехум 446
Блигия 263
Блэкстония 366
Бобовые 147, 189, табл. 26, 27, 28
Бобы 198, 200
Бовлезия 303
Бодяк 474
Бойкиния 160, 162
Боландра 160
Болиголов 309
Болотник 412, **413**, табл. 55
Болотниковые 349, 412, табл. 55
Болотнозонтичник **302**, 307
Болотноцветник 370
Бомбакопсис **130**
Бомбакс 129, табл. 19
Бомбаксовые 10, 128
Бонпуния 352, 353
Боннетовые 8, 27
Бонпландия **391**
Бонреопсис 341
Борония 241
Борщевик 307, 309, табл. 42
Босвеллия 255, 256
Босция 67
Бофортия 219
Бошнякия 434, **435**
Боярышник 183, 184, 185
Бравезия 444
Брайамия 449, **450**, 455
Брайя 70
Брассайопсис 298
Брахилена 464
Брахпотум 215, 216
Брахисема 192
Брахистегия 196
Брахихитон 120, **121**, 123
Бредемейера 285
Брексия 153
Бретшнейдера **268**
Бриантус 92
Бриделия 138
Бриокарпум 110, **111**, 112
Бриофиллум 166
Брониия 79
Броуссайсия 154
Бругиера **231**, 232, табл. 33
Бругмансия 418, табл. 56
Бруинсмия 98
Брунеллия 151
Брунония 460
Брунфельзия 420
Бубенчик 448
Бувардия 358
Бугиерия 440
Будлеевые 350, 420
Будлея 420, 421
Будра 405
Бузина 375, 376, 377, 378, **381**
Бузульник 473
Букашник 447, 453
Буквица **405**, 406
Бульнезия 248, 250
Бумелия 103, 105
Буниум 307
Бунхозия 283
Бурачник 397, 398
Бурачок 70
Бурзера **255**, 256
Бурзеровые 148, 254
Бурмайстера 457
Бурттия 202
Бурхелия 355
Бутень 307
Бутерлак 206, 207, 208, **209**
Бутироспермум 105
Бухенавия 223
Бюмонтия 360

## В

Вавея 254
Вайда **69**, 72, 74, табл. **10**
Вакциниум 93
Валенбергия 448, 453, 459
Валериана 378—382, табл. 52
Валерианелла 378, 379, 380, **381**
Валериановые 349, 378
Вальдштейния 181
Вальтерия 120
Вантанея 274
Вареа 69
Василек 436, 466, **467**, 468, 474
Ватика 124, 125, 126
Вахта **370**, 371, табл. 51
Вахтовые 348, 370, табл. 51
Вейгела 376, 377, табл. 52
Вейнманния 151, 152
Веллейя 460
Вельштедия 395, 398
Венерин башмачок 424, 426
Венерина мухоловка 172, **173**, 174, табл. 24
Вентилаго 333
Вербейник, 110, **111**, 112—115
Вербена 400, 401, 403, 404
Вереск 88, 89, 90 , 91, 92, 93
Вересковые 9, 86, табл. 12, 13, 14
Вероника 425, 426, 427, табл. 57

Вернония 465, 474
Веснянка 70
Веструнгия 405, 406
Вех 305, 308, 309
Вечерница 70, табл. 10
Вигандия 394
Викстремия 144
Вилларсия 370, 371
Виллугбейя 361
Виноград 87, 337, табл. 44
Виноградник табл. 44
Виноградовые 150, 335, табл. 44
Висмия 28
Виснеа 23
Виталиана 114
Витекс 400, 402, 403, 404, 427
Виттштейния 95
Вишня 185, 186, 187
Водноореховые 228
Водолистник 393
Водолистниковые 349, 393
Водяная сосенка 447, 448
Водяника 95, 96, 98
Водяниковые 9, 95
Водяной орех 228, 229, 230
Вокелиния 177, 178
Волжанка 177, 178
Володушка 302, 303, 304, 306, 307
Волчец 475
Волчник 142, 143, 144, 145, табл. 21
Волчниковые 10, 142, табл. 21
Вормшельдия 50
Воробейник 396
Вороника 95
Ворсянка 384, 385
Ворсянковые 349, 383, табл. 53
Восковник 395, 397
Вошизиевые 149, 284
Вошизия 284, 285
Вульфия 463
Вьюнковые 349, 386, табл. 53
Вьюнок 386, 387, 388
Вязель 193

## Г

Габерлея 439
Гаделлия 448, 449, 450
Газания 472
Гайадендрон 324
Гайярдия 469, 470
Галакс 97, 98
Галения 366, 367, 369, 370
Галимиум 47
Галинсога 469
Галлерия 424
Гамелия 357
Гаплофиллум 236
Гардения 354, 355, 356, 358
Гармала 247, 250
Гарниерия 345
Гарриевые 149, 294
Гаррия 289, 294, 295, 296
Гаруга 255
Гарциния 28, 29, 30, 31, 32
Гастерантус 437
Гастония 297, 299, 300
Гаультерия 89, 91, 93
Гаура 227, 228
Гваяковое дерево 249
Гвизотия 468
Гевея 137, 139, 326
Гелениум 446
Гелиетта 238, 239, 242
Гелиотроп 393, 396
Гелиофила 68, 69
Гелиптерум 473
Гелихризум 473
Гелсемиум 350, 352, 353
Гемандрадения 202
Гениостома 350
Генлисея 442
Гёнсия 401, 402
Геокаулон 318, 319
Геококкус 68, 70
Георгина 469
Гераниевые 148, 270, табл. 38
Герань 277, 278, 279, 280
Гербера 475
Геснериевые 350, 436, табл. 60, 61
Геснерия 437
Гесперолинон 270, 272, 273
Гетерокарпус 72
Гетероморфа 302, 306
Гетероптерис 382, 384, табл. 39
Гетероцентрон 215
Гётея 132, 134, табл. 18
Геттарда 355, 357
Геухера 160, 162
Гибантус 40, 41, 43
Гиббертия 11, 13, 14
Гибискус 132, 133, 134, 135, табл. 18
Гигрофила 446
Гиднокарпус 33, 35
Гиднофитум 353, 354
Гидрангия 154, 155, табл. 21
Гидролея 394
Гидроцера 280
Гилия 392
Гиллия 355
Гимонантера 40
Гименократер 408
Гименопирамис 401
Гименоспорум 158
Гимнозурус 40
Гимнокладус 192
Гимноспермум 121
Гимностерис 391, 392
Гиналлоа 327
Гинандропсис 67
Гинория 206
Гинотрохес 231, 232
Гипелате 262, 263
Гиперикопсис 75, 76
Гиппократия 314
Гладыш 306
Глаукс 110, 112, 113, 115
Гледичия 192, 196, табл. 27
Глеоспермум 44
Глоксиния 437, 440
Глоссостемон 120
Глоссостигма 426
Гмелина 401
Гнафалиум 473
Годеция 228
Годишодия 283
Годойя 19
Головчатка 384
Голодискус 177, 178
Голопиксидиум 235
Голубика 91, 93
Гомалиум 34, 35
Гонипеталум 141
Гонистилис 143, 144
Гонокарпум 310
Гордония 21, 23
Горечавка 366—370, табл. 51
Горечавковые 348, 365, табл. 51
Горечавочка 367, 368, 369
Горичник 306, 307
Горлянка 57
Горох 38, 189, 197
Гортензиевые 146, 154, табл. 21
Горчица 71, 72, 73, 74
Гравесия 214
Гравилат 180, 182
Граммадения 107
Граммосциадиум 306
Гранат 210, 211, табл. 30
Гранатовые 148, 210, табл. 30
Гревиллея 340, 343, 345, 346
Гревия 117, 118, 119
Грейпфрут 241, 242, 244
Гриаса 234
Гриелум 189
Гриффония 191
Груша 176, 184, 185, 329
Грушанка 91, 94
Гуава 221, 222
Гуарана 262
Гуарея 254
Гуацума 123
Губастик 424, 425, 426, 427
Губоцветные 349, 400, табл. 55
Гугония 270, 271, 274
Гудениевые 350, 460
Гудзония 47
Гулявник 70
Гумириевые 149, 274
Гумирия 274
Гунделия 472, табл. 64
Гуннера 175
Гуннеровые 146, 175
Густавия 234, 235, 236
Гюльденштедтия табл. 27

## Д

Дабеция 89
Давидиевые 149, 287
Давидия 287, табл. 40
Давилла 11, 12
Дазилепис 34
Дактилантус 298, 331
Далешампия табл. 20
Далия 469
Дальбергия 199
Дальзелия 203
Дамасцена 186
Дапания 276
Дарвиния 218
Дармина 471
Датиска 61, 62
Датисковые 8, 61
Двойчатка 69
Двоякоплодник 72
Двукрылистник 67
Двулепестник 224, 227
Двучленник 142
Девичий виноград 336, 337
Девясил 472, 273
Деерингия 108
Дейдамия 36
Дейция 155
Декапема 362
Декиндция 371
Декодон 207

Декорселла **43**
Делиссия 456
Делоникс 189, **201**, табл. **26**
Дендрантема 472
Дендрозерис 477
Дендроспикус 430
Дендросициос **55**, 60, табл. **7**
Дендростеллера табл. 21
Дендротрофа 319
Дендрофтора 327
Дербенник 206, **207**, 272, табл. 30
Дербенниковые 148, 206, табл. 30
Дереза 414
Держидерево 333, **334**, 335
Десмодиум 190, 194
Дефонтения 350, 352, 353
Джастиния **445**, 446, табл. 62
Джепсония 162
Джутовник 117
Джут 117, 118, 119
Диаморфа 164, 166
Диапенсиевые 9, 97, табл. 13
Диапенсия 97, 98, табл. 13
Диартрон 142
Диасция 424
Диатеноптерикс 260, **261**, 262
Дидимокарпус **437**
Диервилла 376
Дизоксилум 23, 254
Диклидантера 285
Дикранолепис 145
Дикрея 204
Диллениевые 7, 11
Диллення 11, 12, 13, 14, табл. **1**
Дионисия 110, **111**, 112, 114, 115
Диопкофилловые 8, 19
Диопкофиллум 19, 20
Диоспирос 101, 102, 103
Дипелта 377
Дипладения 359
Дипликосия 91
Диплолена 237, 238, **241**
Диплоптерис 283
Диплоципата 364
Диплузодон 206
Диптеригиум 67
Диптерикс 200
Диптерокарповые 10, 123
Диптерокарпус 124, 125, **126**
Диптерония 262, **264**
Дирахма 278
Дирка 145
Диссилиария 138
Диссотис 214
Дисхидия **363**
Дифеллипея 434, **435**, 436, табл. **59**
Дихапеталовые 10, 141
Дихапеталум 141, 142
Дихондра **387**, 388
Дихроа 155
Дицелла 283
Добера 317
Додартия 421
Додекатеон 110, **111**, 112, 114, 115, табл. 16
Додонея **260**, 261
Долгоног 69,72
Долиокарпус 12
Долихандропа 430
Домбейя 123
Донатия 460
Донник 199
Дорема 305
Дорналис 34, 35
Доронпкум 473
Драконтомелон 257
Дракофиллум 96, 97
Дранетес 142
Древогубец 313, 314, **315**
Дрежея 365
Дриада 179, **180**, 181, 182, табл. 25
Дриандра 340, 341, **344**, **345**, 347, табл. 46
Дримикарпус 256
Дриобалапопс 125, 126, **127**
Дрозофиллум 20
Друза 303
Дуабанга 209, 210
Дубравник **405**, 407, 410
Дугласия 112
Дудник 305, 307
Дурандея 270, **271**
Дуриан **130**, 132
Дурман 415, 416, **417**, 418
Дурнишник 431, **464**, 466, 469
Дуройя 353, **354**
Душица 411
Дыня 54, 55, **60**
Дюбуэстия **118**
Дюранта 402
Дюшенеа 179

# Е

Евгения 221
Ежевика 179, 180, 181, 182
Ехидноцсис **362**, 363, 365

# Ж

Жабник 473
Жабрица 306, 307
Жакаранда 427, 431
Жакаратия 53
Жакиния 108, **109**, 110
Жасмин 22, 371, 372, 373, **374**, 375
Железница 406, 407
Желтушник 74
Женьшень 297—**301**, 302, табл. 41
Жеруха 73
Живучка 405, 407, 410
Жимолостные 349, 375, табл. 52
Жимолость 375, 376, 377, табл. 52
Жирянка **441**, **442**, **443**
Жозефиния 431, 433
Жоллидора 202
Жостер 334, 335, 336
Жуелия 331, 333
Журавельник 278, **279**, 280, табл. 38

# З

Зайцегуб 406, 409, 411
Занония 60
Зантоксилум **239**, 242, 245
Заразиха 298, 433, 434, **435**, 436
Заразиховые 350, 432, табл. 59
Зауpауйя **86**
Зверобой 27, 28, 29, 30, 32, 76, табл. 30
Земляника 179, 180, 182, 263, 422
Земляничное дерево 92, 93, табл. 13
Зеновия **89**
Зизифора 406, 411
Зизифус 333, 334, 335
Зимолюбка 94
Змееголовник табл. 55
Змеелистник 96
Золотарник 470
Золототысячник 366, 369
Зонтичные 149, 302, табл. 42
Зопник 406, 408
Зорния 194
Зосима **306**
Зубчатка 422, 426
Зубянка 70
Зюзник **405**, 407, 408, 409

# И

Иберийка 70
Ива 81, **82**, 85, 86, 428, табл. 11
Ивовые 9, 81, табл. 11
Идезия 9, **34**, 35, табл. **5**
Идиоспермум 224
Изомерис 67
Изопогон 342
Изотома 454
Икациновые 150, 309
Иксантус **369**
Иксокактус 327
Иксонантес **271**
Иксора 356, 357, 358
Импатиенс 280
Инверсодикрея **203**, 204
Индорухера 271
Инкарвиллея 427, **429**, 430
Инокарпус 194
Интсия 199
Инула 472
Ипекакуана 358
Ипомея 386, 387, **388**, 389
Ирга 184, **185**
Иссоп 411
Истод 285, 286, 287, табл. **39**
Истодовые 149, 282, табл. 39
Итатиайя 215
Итеа 153, табл. 22

# Й

Йодина 319, 320, **322**

# К

Кавапильесия 129
Кагенекия 177, **178**
Кадило 411
Кадия 191, 193
Казимироа **239**, 245
Кайея 31
Кайлусея 75
Каланхое 163, **164**, 165, 166
Калатола 311
Калган 182
Календула 468, **469**, 473, табл. 64
Каликоптерис 223
Каликоректус 217
Каликофиллум 354
Калина 375, 376, 377, 381, табл. 52
Калиосокарпус 23
Калистегия 388, табл. 53
Калицера **463**

Калицеровые 350, 461
Калликома 152
Каллистемон 218—222, табл. 32
Каллистефус 470
Каллихламис 429
Каллозурус 40
Калогине 460
Калодендрум 238, 240, 245
Калокарпум 105
Калопанакс 297
Калотамнус 219
Калотирсус 267
Калофиллум 28, 29, 30, 31, 32
Калужница 422
Кальмия 92, табл. 12, 13
Кальстроемия 247, 248, 249
Кальцеолария 424, 425, 426
Камарея 282, 283
Камелия 21, 22, 128, табл. 3
Каменция 190, 191, табл. 26
Камерария 359, 361
Камнеломка 159, 160, 161, 162, табл. 22
Камнеломковые 146, 159, табл. 22
Кампанумея 451
Кампилостемон 315, 316
Кампсис 427, 431, табл. 58
Камптостемон 131
Камптотека 288, 289
Канарина 447, 448, 449, 452, 459
Канариум 255, 256
Канатник 133, 134, 135, табл. 18
Канделия 231
Кансьера 318
Кантлея 311
Кантуа 391, 392
Канапея 439
Канерония 138
Каперсовые 9, 64, табл. 10
Каперсы 64, 65, 66, 67, 250, 259, табл. 10
Капсикум 415, 416
Капуста 73
Капуциновые 149, 281
Карагана 435
Караипа 28, 29, 32
Каракасия 26
Караллия 232, табл. 33
Карамбола 277
Карапия 36
Кардиандр 154
Кардиоспермум 260, 262, 264
Кардобенедикт 475
Кардон 474
Карейя 236
Карика 51, 53
Кариниана 236
Карисса 359, 361
Карлеманния 375
Каролофричия 438
Карподетус 153
Картофель 59, 277, 416, 417
Карьера 35
Касасия 355
Кассария 34, 35
Кассава 139, 140
Кассина 314
Кассиопея 88, 89, 93
Кассипурея 231, 232
Кассия 192, 194, 195, 196, 200, 201, 268
Кастаноспермум 191, 192, 195
Кастела 245, 246
Катальпа 427, 429, 431, табл. 58
Катоферия 410
Катофрактес 427
Катран 68, 72, 73
Каукантус 283
Каулантус 68
Кауэния 182
Квалея 284
Квассия 245, 246
Квебрахо 258
Квилаха 177, 178
Квинчамалиум 319, 321, 323
Квисквалис 223, 224, табл. 33
Keберлиния 66
Кедростис 60
Кельпиния 467
Кёльрёйтерия 259—261, табл. 37
Кенаф 135
Кендырь 359, 361
Кентрантус 378, 379, 380, 381
Керамантус 36
Кермек 272
Керрия 179
Кигелия 430, табл. 58
Кизил 290, 291, 292, 293, табл. 39
Кизиловые 149, 297, 290, табл. 39
Кизильник 183, 184
Киксия 424
Килмейера 28, 30, 32
Кинкан 244, 245
Кипрей 225, 227, 228
Кипрейные 148, 224, табл. 33
Киренгешома 154, 155
Кислица 273, 275, 276, 277
Кисличные 149, 275
Киссения 385, 386
Клавиха 108, 109
Кладостемон 67
Кладотамнус 89
Кларкия 228
Клевер 189, 190, 191, 194, 198, 199, 275
Клейера 23
Клекачка 259
Клекачковые 148, 258, табл. 37
Клематоклетра 87
Клен 103, 260, 264, 265, 266, 289, 329, табл. 37
Кленовые 148, 264, табл. 37
Клеома 64, 65, 66, 67, 75, табл. 10
Клермонтия 456
Клеродендрум 401, 402 403, 404
Клетра 87, табл. 11, 14
Клетровые 9, 87, табл. 11, 14
Клещевина 139
Клиантус 201, табл. 28
Клидемия 214
Клитандра 361
Клитория 196
Клиффортия 179, 180, 181
Клоповник 71
Клубника 182
Клузиевые 8, 27, табл. 3
Клузиелла 29, 30
Клузия 28, 29, 30, 32, табл. 4
Клюква 88, 89, 90, 91, 93, 114
Кмин 309
Кнестис 201, 202
Кникус 475
Княженика 182, табл. 25
Кобея 391, 392
Кодиеум 139, табл. 20
Кодиокарпус 311
Кодия 152
Кодон 394
Кодонанта 436, 438, 439
Кодонопсис 447—449, 451, 454, 459
Козелец 463, 475
Козлобородник 476
Кола 122, 123
Колдения 395
Колеогине 179
Колерия 438, 439, табл. 61
Колеус 407, 410, табл. 55
Коллетия 335, табл. 43
Коллинсия 424, 426
Колломия 392
Колокольчик 447, 449, 452, 453, 455, 459, табл. 63
Колокольчиковые 350, 447, табл. 63
Колона 118, 119
Колонкоба 33
Колоцинт 56, 57, табл. 7
Колпоон 323
Колубрина 334
Колумнея 436, 439, табл. 60
Кольник 447, 449, 453
Колютея табл. 27
Колюченосник 304, 305
Колючник 474
Командра 320
Комастома 367
Комбретовые 148, 222, табл. 33
Комбретокарпус 232
Комбретум 222, 223, 224
Коммидендрум 470
Коммифора 255, 256
Компассия 190, 194
Конандрон 436
Кондилокарпон 359, 361
Кондуранго 365
Кониза 468
Коннаровые 147, 201
Коннарус 201, 202
Конокарпус 223, табл. 33
Коноспермум 343, 344
Конофолис 434
Конскокаштановые 148, 266, табл. 37
Консора 366
Копаифера 199
Копеечник 196, табл. 27
Копросма 335
Копсиопсис 434
Кораллокарпус 60
Кордилобласте 100
Кордия 395, 396
Корема 95, 96
Кореопсис 469
Кориандр 304, 305, 308
Корис 110
Коровяк 421, 422, 423, 424, 426, 427
Короставник 384, 385
Коррея 238, 241, 242
Корталселла 327
Кортуза 112, 114
Корхорус 118
Космос 469
Костяника 179
Котиледон 163, 165, 166
Котовник 407, 409
Котула 465
Коума 361
Кофейное дерево 356, 357, табл. 48
Кохлоспермум 46
Кошачья лапка 473
Краниолария 432

Красавка 414, **415**, *табл.* 56
Красивоплодник 404
Красоцвет 201
Кратева 66, 67
Кратоксилум 28, 29, 30
Кремолобус 68
Крепкоплодник 69
Крестовник 464, 466, 473, табл. 64
Крестоцветные 9, 67
Крестентия 431
Кринодендрон 116
Криптодискус 307
Кристария 134
Критмум 303
Кровохлебка 180, 181, 182
Крокантемум 47
Кроссосома 15
Кроссосомовые 7, 15
Кроссостилис 231, 232
Кротон 138, 211, 399
Кроуея 241
Круменария 333
Крупина 467
Крупноплодник 69, 366, 368
Крушина 335, 336, табл. 43
Крушиновые 150, 332
Крыжовник 169
Крыжовниковые 146, 169
Крылосемянник 121
Крылотычинник 69, 72
Ксантозия 304
Ксантофиллум 285, 286, 287
Ксантоцерас 259, 262
Ксилокарпа 118
Ксилокарпус 253
Ксилокопа 235
Ксилолепа 127, 128
Ксилосма 35
Ксилотека 35
Ксимения 318, **319**, 323
Ктенолофон 271
Кузиния 474
Кула 318
Кунжут **431**, 432
Кунжутовые 350, 431
Кунониевые 146, 151
Кунония 151, 152
Купырь 305, 309
Куратари 234
Кураталла 11, 12, 14
Куртисия 290, 293
Курупита **234**, 236
Кутра 361
Кутровые 348, 359, табл. **7**, **49**
Куфея 206, 207, 208

## Л

Лабазник **180**
Лабордия 351
Лаванда **410**
Лавиелла **203**
Лавия **203**, 204
*Лаврадия* 19
Лавровишня 185, 186, 187
Лагенантус 366, **367**, 368
Лагенария 57, 431
Лагениас 367, **369**
Лагерстремия 206, 208, 209
Лагетта 144
Лагеция **304**, 305, 308
*Лагункулярия* 222, 223, 224
Ладанник **47**, 48, 49, **табл. 6**
Ладанниковые 8, 47
Лайонотамнус 179
Ламбертия **342**, **345**, **табл. 47**
Лангсдорфия **332**
Ландольфия 359, **361**
Лансиум 254
Лантана 400, 401, 402, 403
Лаппна 259
Лапласса 23
Лапчатка 179, 180, 181, 182
Ларрея 248, 249, 250
Ластовневые 348, 362, табл. 50
Ластовень **364**, 365, табл. 50
Латрофитум 331, 332
Латук 466, 476
Лаудония 230
*Лауренбергия* 230
Лаурентия 454, 459
Лафенсия 206, 209
Лахноцефалус 403
Леандра 214
Левенгукия 459
Левзея 475
Левкадендрон 340, 341, 347, табл. 45
Левкой 70, 71
Левкокарпус 422, 424
Левкосцептрум 405
Левкофиллум 426
Легузия 447, 451
Лейбницня 475
Лейкостомион 187
Лейтгебия 19
Лекерелла 74
Лекокарпус 467
Лен 270, 271, **272**, 273, 274, табл. 38
Ленец 318, 319, 320, 321, **322**, 323
Леопоя 399
Леопия 43, 44
*Лептадения* **362**
Лептарена 160
Лептокодон 451
Лептолена 127
Лептопус 137
Лептоспермум **217**, 219, 220, 221, 222, табл. 32
Лепуропеталон **170**, 171
Леукена 199
Лехея 47
Лецитис 234, 235, 236
Лецитисовые 148, 233
Лешенолтия 462
Лизея 305, 306
Лизиана 326
Лизиантус 366, 368, 369
Лизионтус 438
Ликапия 188
Лилеопсис 303, **304**
Лимнофила 421, 427
Лимон, 238, 241, 242, 243, 244, табл. 34
*Линдакерия* 35
Линдлейя 177
Линнея 375, **376**, 377, 378
*Линостома* 142
Линосьера 371, 372
Липа 117, 118, 119, 120, 226, 393
Липарофиллум 370
Липовые 10, 117
Липпия 400, 401, 402
Лиственница 329
Литофрагма 160, 162
Личи 263
**Лобелия** 447, 448, 449, 450, **454**, **455**, 456, **457**, **458**, 459, **табл. 63**
Ловоа 253
Логаниевые 348, 350
Логания 350
Лоевия 36, 50
Ложечница 73
Ложнобеткея 378, **381**
Локсостигма 438
Ломатия 343
Ломатогониум 366, 367
Ломонос 399
Лонган 263
Лопесия 224, 225, 226
Лопух 464, 468, 475
Лоростемон 28, 29
Лосония **208**, 209
*Лоутеридиум* 445, 446
Лофира 18, 19
Лофопеталум 314
Лофофитум 331, 333
Лох 338, 339, табл. 44
Лоховые 150, 338, табл. 44
Луазелерия 91, 92, табл. 13
Лужайник 421, 423, 426
Лумбанга 138, 139
Лунник 69
Львиный зев 424, 426, 427, 437
*Льновые* 149, 270, табл. 38
Льнянка 424, 425, 426, табл. 57
Льякон 468
Любисток 309
Людвигия 224, 225, 227, 228
Люксембургия 19
Люмнитцера 222, 223, 224
Люпин 191, 193, 194, 199
Люффа 58
Люцерна 193, 194, 199
Люэя **119**
Лядвенец **193**

## М

Магеллана 281
Мадденпя 185, **186**
Мадия 468
Мадука 105
Майоран 411
Макадамия 344, 346
*Макаранга* 139
*Макаризия* 232
*Маклиния* 88
*Макроптерантес* 222
*Макросифония* 359
Макфадиена 427, 429, табл. 58
*Малагасия* 346
Малина 179, 180, 181, 182
Маллофора 402
Малопе **134**
Малотус 136
Мальва 132, **133**, 134, 135
Мальвавискус **134**
Мальваструм 132, 133
Мальвовые 10, 116, 132, табл. 18
Мальзербиевые 8, 50
Мальзербия **36**, **49**, 51
Мальпигиевые 149, 282
Мальпигия 238
Маммея 28, 29, 30, 31, 32
Мангифера **256**
Манговое дерево 256, 257
Мангустан 30, **31**

Мандарин 31, 238, 239, 241, 242, 244
Мандрагора 417
Манеттия 355
Манжетка 178, 180, 181, 182
Манилькара 105
Маниок 137, 139
Манисота 139
Маннагеттея 434, 435
Мануляя 426
Манцинелловое дерево 140
Маратрум 203
Маргаритка 470
Маргирикарпус 179
Марена 358, табл. 48
Марнантус 157
Маркгравиевые 8, 25
Маркгравия 25, 26
Маркезия 125
*Маркея* 419, 420
*Марлиерея* 217
Мартиния 432
Марьянник 423, 425, 426
Маслина 371, 372, 373, 374, табл. 51
Маслиновые 348, 371
Мастиксия 290, 293
Матурина 49, 50
Мать-и-мачеха 473
*Маурандия* 421, 422
Маш 197
Мединилла 212, 213, 214
Медузагина 26, 27
Медузагиновые 8, 26
Медуница 398, табл. 54
Мезиелла 230
Мезуя 28, 29, 30, 31, 32
Мелалеука 218—220, 222, табл. 32
*Меланиум* 44
Меланодендрон 470
Меластома 213, 215, 216
Меластомовые 148, 211, табл. 31
Меликоккус 263
Мелиосма 269, 270
Мелисса 411
Мелия 253, 254, табл. 35
Мелицитус 44
Мелколепестник 465, 470
Мелотрия 60
Мелохия 120
Мемецилантус 375
Мемецилон 213, 214, 216
Мензисия 92
Менодора 371, 372
Ментцелия 385, 387
Мериллия 242
Мерриллиодендрон 310
Мерсьера 448
Мертензия 397, табл. 54
Меруа 67
Меса 106
Метросидерос 216, 217, 218, 220
Мизодендровые 150, 323
Мизодендрум 323, 324
Микания 465
Микония 214, 216
Микропус 473
Микростейра 282
Мимоза 190, 194
Мимозка 196
Мимусопс 105
Миндаль 54, 185, 186
Миодокарпус 301
Миопоровые 350, 443
Миопорум 443, 444
Мирикария 77, 78, 79
Мирмекодия 353, 354, 355
Мирмеконауклея 353
Мироксилон 197
Миррнидендрон 302, 306
Миррис 306, 309
Мирсина 106
Мирсиновые 10, 106, табл. 16
Мирт 216, 217, 219, 221, 222
Миртовые 148, 216, табл. 32
Мистропеталон 331, 332
Мителла 160, 161
Митрагина 353, 357
Митрасакма 350
Мипоксия 447, 449, 450
Многоплодник 359
Молодило 41, 164—166, табл. 23
Молокан 476
*Молочай* 136, 137, 140, 141, 329, 399, табл. 20
Молочайные 10, 135, табл. 20
Молуцелла 406, 408, 409
Мольткия 397
Момбин 257
Момордика 54, табл. 7, 8
Монантес 164, 166
Монарда 407, 409
*Монимна* 285
Монопорус 107
Монотес 125, 127
Монотропсис 95
*Монофиллея* 437, 438
Монохилус 402
Монсония 278
Монтроузьера 28, 30
Мора 190, 194
Мордовник 462, 475
Моринга 382
Моринда 354, 355, 357, 358
Мориновые 349, 382
Морковь 304, 308, 324
Моронобея 28, 29, 30
Морошка 181, 182
Мостуэя 352
Мукуна 195
Мунтингия 117, 118
Муралтия 285, 286
Мурикария 69
Мурири 213, 214, 216
Муссенда 354, 357
Мутабея 285
Мутисия 463, 465, 466, 475
Муцмула 183, 184, 185
Мытник 424, 425, 426, табл. 57
Мюллера 195
Мягкоплодник 247, 248, 250
Мята 405, 407, 408, 409, 410, 411

## Н

Наварретия 391, 392
Нагловатка 474
Наподея 318
Наперстянка 423, 425, 426, 427, 432
Напея 134
Наполеона 234
Наранхилла 417
Нардостахис 379, 380, 381
Настурция 281
Науклея 357
Невбургия 352
Невиусия 179
Недзвецкия 427
Недотрога 280, 281, табл. 38
Незабудка 398, табл. 54
Незабудочник 398
Нейлия 177
Немакладус 454
Немезия 423, 425, 426
Немомантус 311, 312
Немофила 393
Неовормия 11
Неоглизиония 27
Неомеция 108
Неоспартон 400, 401
Непентес 204, 205, 206, табл. 29, 30
Непентовые 147, 204, табл. 30
Нептуния 192
Нертера 355, 356
*Несея* 206, 207, 208
Неттоа 117
Неурада 188, 189
Неурадовые 147, 188
Неурадопсис 189
Нефелиум 263
Нефрофиллум 387
Нивяник 472
Нидерлейния 75, 76, 77
*Никандра* 414, 415
Никотиана 419
Никодемия 421
Нимания 254
Нипаратамнос 303, 306, табл. 42
Нисса 288, 289
Ниссовые 149, 288
Нитрариевые 148, 250
Нитрария 250
*Ноготки* 469, 473
*Нолана* 414
Норантея 25, 26
Норисия 352, 353
Норичник 424, 425, 426
Норичниковые 349, 421, табл. 57
Нотонериум 359
Нототиксос 327
Нуазетия 45
Нуг 468
Нуйтсия 324, 325
Нут 198

## О

Обвойник 362, 365
Облепиха 338, 339, 340
Овения 254
Овощной перец 415, 416
Огурец 54, 55, 60, 67
Одноцветка 91, 94
Одуванчик 466, 476
Озирис 321
Окоппик 395, 397
Окотилло 79
Оксидендрум 88, 89
Октолепис 143
Октомелес 61, 62
Окумея 255, 256
Олакс 318, 319
Олаксовые 150, 318
Олдфилдия 138
Олеандр 359, 360, 361
Олеария 470
Олеастер 373

Олигомерис 74
Омежник 305, 307
Омела 120, 327, 328, 329
Омеловые 150, 327, табл. 43
Омфалопус 213
Онкоба 34
Онкостемум 107
Оносма 396, табл. 54
Опарантус 470
Опилия 319
Оплогия 444, 446
Оплопанакс 297, 298, табл. 41
Ореопанакс 297
Ореостилидиум 459, 460
Орлайя 305
Ормозия 196
Орнитокарпа 69
Ортилия 94
Орфанидезия 93
Осборния 217, 219
Османтус 22, 371, 374
Осокорь 84
Осот 466, 476
Остеомелес 183
Островския 447, 448, 451, 459
Остролодочник 196, табл. 27
Отостегия 409
Офелия 367
Офиокарпон 270
Охна 12, 18, 20, табл. 2, 12
Охновые 8, 18, табл. 2, 12
Охраденус 74, 75
Охрома 129, 130
Очанка 421, 423, 425, 426, 427
Очиток 163, 164, 165, 166, табл. 23
Очный цвет 110, 111, 112, 113

## П

Паветта 354, 356, 357
Павия 268
Павловния 427, 431
Павония 134
Падуб 311, 312, 313, 319
Падубовые 150, 311
Пайена 105
Пакараймеа 123, 126
Палаквиум 104, 106, 316
Паликурея 356
Палуэ 190
Памфилия 98
Панакс 298
Пангиум 33, 35
Панхерия 152
Папайевые 51, табл. 7
Папайя 51, 52, 53, 322, табл. 7
Парагревия 119
Параквейба 311
Парамигния 240
Парапиквеция 23
Парастемон 187
Паратекома 431
Парашорея 125
Парикопсис 199
Паринари 187, 188
Паришелла 448, 453, 454
*Паркия* 192, 196
Парлиерия 250
Парментьера 429, 431
Парнолистник 247, 248, 249, табл. 34
Парнолистниковые 148, 247, табл. 34
*Паропсия* 37
Паслен 415, 416, 417
Пасленовые 350, 414, табл. 56
Пассерина 143
Пассифлора 35
Пастернак 309
Пастушья сумка 73
Патриния 378, 379, 380, 381
*Паулиния* 260, 262
Пахинема 13
Пахиподиум 359
Пахиптера 428, 429, 430
Пахира 130, табл. 18, 19
Пахиризус 198
Пахицентрия 215
Пэдерия 357, 431, 432
Педалиум 431, 433
Педилантус 137
Пектис 445
Пеларгониум 277, 278, 280
Пелея 242
Пеллакаликс 231, 232
Пеллетиера 110
Пеллициера 23
Пелтифиллум 159, 160, 162
Пемфис 207, 208, 209
Пенстемон 424, 425, 426, табл. 57
Пентадесма 28
Пентакме 125
Пенталена 127
Пентамериста 24, 25
Пентафрагма 458, 459
Пенторум 160
Перакарпа 448
Первоцвет 110, 111, 112, 113, 114, 115, 272, 273, табл. 16
Первоцветные 9, 106, табл. 16
Переступень 57
*Перилла* 411
Периомфале 375
Пернеттия 91
Персик 185, 186
Персоония 342
Перьеродендрон 127
Петагния 304, 308
Петалидиум 446
Петрея 400
Петробиум 470
Петров крест 422, 423, 426, 433, 435
Петромарула 450
Петрофила 343
Петрушка 308
Петуния 419
Пигеум 185, 186
Пиерис 88, 89, табл. 13
Пижма 471
Пикрасма 246
Пиксидантера 97, 98
Пилосперма 30
Пимелея 142
Пимента 222
Пион 16, 17, 18, табл. 2
Пионовые, 8, 16, табл. 2
Пирамидоптера 306
Пиренаканта 309, 310
Пиренария 23
Пиретрум 471
Пирикета 49
*Пирканта* 185
Пирулярия 323
Питекоктениум 427
Питецёлобиум 192, 195
Питтоспорум 154, 157, 158, табл. 21
Питтоспоровые 146, 157, табл. 21
*Плагиантус* 133, 134
Плакосперум 346
Планшонелла 103
Платея 311
Платикарпум 357
Платикодон 448, 449, 459
Платилофус 151
*Платония* 28, 32
Плевростиллия 316
Плеврофора 206
Плектритис 380
Плиния 217
Плойариум 27
Плокосперма 351, 352, 353
Плюмерия табл. 49
Плющ 289, 299, 300, 301, табл. 41
Побережник 440
Повилика 389, 390
Повиликовые 349, 389
Повой 386, 387, 388, табл. 53
Повойничек 31, 32, 33
Повойничковые 8, 32
Пога 233
Поггея 34
Погонантера 213
Погонопус 354
Погостемон 411
*Погремок* 423, 425, 426
Подалирия 190
Подбел 88, 93
Подлесник 303, 305
Подмаренник 355, 356
Подорожник 440, 441
Подорожниковые 350, 439
Подостемовые 147, 203
Подостемон 203, 204
Подсолнечник 463, 465, 468, 471
Подъельник 94, 95
Поланизия 66, 75
Полевка 69
Полилепис 179, 181
Полимния 468
Полиосма 154
Полиотирсис 35
Полипаранда 310
Полипомфоликс 443
Полиспора 23
Полистемонантус 195
Полисциас 297, 299, 301
Полынь 463, 466, 468, 470, 471, 472
Помадеррис 335
Поматозаце 112
Помело 244
Померанец 242, 243
Помидор 114, 417
Помпельмус 242, 244
Понцирус 238, 239, 242, 245
Поповник 472
Порлиерия 247
Портерантус 177
Портландия 358
Поручейник 305
Поскея 427
Посконник 474
Посокерия 355
Поталия 353
Потаниния 179
Празиум 409, 410
Прангос 305, 306, 307
Пратия 458
Премна 402
Преслия 406
Призматокарпус 448

Принглея 71
Принсепия 185
Прицепник 307
Прибосцидея 432
Прозерпинака 230
Прозопис 196, 197, 199
Пролесник 139
Проломник 110, 112, 114
Просвирник 132
Протейные 151, 340, табл. 45, 46, 47
Протея 340, 343, 344, 345, 347, табл. 45
Протиум 255, 256
Прунус 185
Псевделлипантус 201, 202
Псевдоботрис 309, 310
Псевдокаллитрихе 412
Псевдопемакладус 454
Псевдопанакс 300
Псевдосколопия 40
Псидиум 221
Псилоксилон 218
Пситтакантус 318, 325
Психотрия 354, 356, 357
Псоралея 196
Псороспермум 28, 29
Птелеопсис 223
Птелея 238, 239, 240, 242
Птеригота 121, 123
Птеродискус 431, 433
Птерокарпус 195, 199
Птерокладон 215
Птероспермум 121, 123
Птероспора 95
Птеростиракс 98, 100, табл. 15
Птероцефалус 384
Пугионимум 69
Пузыреплодник 69, 117, 178
Пузырчатка 440, 441, 442, 443
Пузырчатковые 350, 440
Пупавка 471
Пупартия табл. 35
Пупочник 394
Пурпуреостемон 219
Пустырник 406, 411
Путерия 104, 105
Пучкоцвет 434, 435

# Р

Равения 241
Радиола 271
Рамонда 436, 439, табл. 50
Рандия 354, 356, 357, 358
Рандония 74, 75
Рапанея 106, 107
Расторопша 476
Раувольфия 359, 361
Раулия 445
Рафиолепис 184
Реброплодник табл. 42
Редис 73
Резеда 74, 75
Резедовые 9, 74, табл. 10
Резуха 70
Рейнвардтия 270
Рексия 211, 212, 215
Ремихия 353
Ремнецветник 324, 325, 326
Ремнецветниковые 150, 324
Рентгерия 28, 29
Ренгифа 29
Реомюрия 77, 78
Репейничек 180, 181
Ретинодендрон 473
Рехштейнерия 438, 439, 440, табл. 61
Ригиофиллум 449
Ригозум 427
Ридия 28, 31
Ризенбахия 224
Ризофора 23, 223, 231, 232, 233, табл. 33
Ризофоровые 149, 231, табл. 33
Ринорея 40, 41, 42, 44, 45
Ритидофиллум 437, 439
Робиния 200
Робинсония 473
Роголистник 230
Роджерсия 160, 162
Рододендрон 88 — 93, табл. 13
Родокаликс 359
Родолена 127
Родомиртус 219, 221
Родотамнус 92
Родотипос 179
Родохитон 421, 423
Роза 179, 180, 181, 183
Розенбергия 392
Розеточница 166
Розмарин 404, 407, 410
Розовые 146, 147, 175, табл. 25
Роициссус 337
Ролландия 456
Романзоффия 394
Ромашка 471
Ронделетия 356, 357
Роридула 155, 156, 157, 159
Роридуловые 146, 155
Росолист 172, 173
Росянка 20, 172, 173, табл. 24
Росянковые 146, 147, 171, табл. 24
Ротала 206, 207, 208, 209
Ротмания 355
Рохелия 395
Роэлла 449
Рубус 50, 179—182
Рудбекия 469
Руишия 26
Рурея 201
Рута 236—241, 245
Рутовые 148, 236, табл. 34
Руэллия 445, 446, табл. 62
Рыжик 73, 74
Рябина 35, 183, 184, 185, табл. 24
Рябинник 177, 178

# С

Саббатия 366
Сабельник 176, 181, 182
Сабиевые 148, 268
Сабия 269
Саккокаликс 409
Сакоглоттис 271, 274
Салазария 405, 412
Салвертия 284
Саломония 285, 286
Сальвадора 316, 317
Сальвадоровые 150, 316
Сальпиглоссис 420
Саман 189
Самолюс 112, 113, 115
Санталовые 150, 318
Санталум 311, 319, 320, 321, 322
Сантирия 255
Санчесия 446
Сапиндовые 148, 258, табл. 37
Сапиндус 259—261, 263, 322, табл. 37
Сапиум 140
Сапотовые 9, 103
Сарака 192
Саркодес 95
Саркокаулон 278, 279
Сарколена 127
Сарколеновые, 10, 126
Саркомфалус 333
Саркопотериум 179, 181
Саркосперма 103, 104
Саркостемма 362
Саркостигма 311
Саркофите 332
Сафлор 475
Свербига 69
Свертия 366, 369, 370
Свитения 102, 253, 254
Себея 367
Седмичник 110, 112, 114, 115
Сезам 431, 432
Сейба 129
Секамоне 364
Секуридака 286, 287
Секуринега 137
Селаго 425, 426
Селезеночник 160, 161, 162
Селитрянка 250, 251
Сельдерей 308
Семибегониелла 63
Сенецио 473
Сенполия 436, 439
Сердечник 70, 71, 72
Сержания 262, 264
Серпоносик 72
Серпуха 475
Сиббальдия 182
Сибирка 178
Сиверсия 182, табл. 25
Сивец 384
Сида 135
Сидероксилон 105
Сизигиум 217, 221, табл. 32
Сильвиантус 375
Сильфиум 446
Симаруба 246
Симарубовые 148, 245
Симбегония 63
Симболантус 366, 368
Симира 356
Симпиеза 89
Симплоковые 9, 100
Симплокос 100, 101
Симфиандра 452
Симфионема 343
Симфония 28, 29, 31, 32
Синапидендрон 68
Синдора 196
Синеголовник 302, 303, 306, 307, 308, 309
Синнингия 438, 439
Синопиренария 23
Синюха 390, 392, 393, табл. 53
Синюховые 349, 390, табл. 53
Синяк 394, 397
Сирень 371, 373, 374
Сифокампилус 457, 458
Сифокодон 449
Сициос 59
Скабиоза 382, 384, 385, табл. 53

Скалезия 464
Скандикс **306**, 308
Скафиум **121**
Скерда 475
Скиммия 240
Склеролепис 465
Сколопия 35, 40
Скополия 414, 415
Скорпиорус 194
Скумпия 258
Скутения 125
Сладения 23
Сланоягодник 230
Сланоягодниковые 149, 230
Слива **176**, 185, 186, 187
Сложноцветные 350, 462, **табл. 64**
Слоупеа 116
Смирниопсис **306**
Смитея 333
Смолосемянник 157
Смородина 169, 389
Снежноягодник 376, 377
Сныть 305, 309
Соважезия 19
Совичия 306
Соландра 418
Солнцецвет 47, 48, 49
*Солодка* 194, 196, 200
Сольданелла 110, **111**, 112, 114, 115, **табл. 16**
Соннератиевые 148, 209
Соннератия 209, 210
Соссюрея 474
Софора 194
Соя 189, 197
Спананте 303
Спармания 117, 118
Спартиум 66
Спателия 240
Спатедея **429**, 430
Спигелия 352, 353
Спилантес 468
Спиреантемум 152
Спиреантус 178
Спирея **176**, 177, 178
Спиридиум 335
Спондиас 257
Срединския 110
Стапелия 363, 365, **табл. 50**
Статмостельма 364
Стафилеевые 148, 258, **табл. 37**
Стафилея 96, **259**
Стахитарфета 402
Стахиуровые 8, 40
Стахиурус 40, **41**
Стемонурус 310
Стенандриум 446
Стенлея 72
Стеногине 405
Стенопеталон 73
Стенопеталум 70
Стеркулиевые 10, 120
Стеркулия 120, 121, 123, **табл. 17**
Стигмафиллон **282**, 283
Стилидиевые 350, 459
Стилидиум 459
Стильба 403
Стильбокарпа 298, 301
Стиракс 98, 99, **100**, **табл. 15**
Стираксовы 9, 98, **табл. 15**
Стифелия **96**
Странвезия 183
Страстоцвет 35, 36—39, **табл. 5**
Страстоцветные 8, 35, **табл. 5**
Страчия 196
Стрептокарпус 436, **437**, 438, 439
Стрептопеталум 50
Стефонема 223
Стрихнос 322, 350, **351**, 352, 353
Строфант **360**, 361, **табл. 49**
Струтантус 325
Стюартия **табл. 3**
Суайексия 36
Суелания 36
Суксдорфия 160, 162
Сукцизелла 384
Сумах 257, 258, **табл. 35**
Суренка 73
Суриана 245
Сурубея 26
Сушеница 473
Сфеноклея 447, 448, 449, **454**, **455**, 459
Сфенотома 97
Схенолена 305
Схизантус 419, **420**
Схизокодон 97
Схизолена 127, **128**
Схизомерия 152
Схизопепон 59
Схизофрагма 155
Схима 21, 23
Схинопсис 258
Сцевола **461**
Сцифифора 355

# Т

Табак 389, 419
Табебуйя 428, 431
Табернемонтана 359, 361
Таволгоцвет 178
Тагетес 470
Тамаринд 198
Тамариск 77, 78, 79, 251, **435**
Тамарисковые 9, 75
Танакея 159, **160**
Танециум 428, **429**
Тапеиносперма 106
Таписция 259
Тапура 141
Татарник 474
Татчерия 23
Таушерия **69**
Тахиаденус **366**
Текома 431
Тектона 400, **401**, 402, 404
Телопеа 341, 343, 346
Телфайрия **54**
Тенардия 360
Теоброма 121
Теофраста 108, **109**, 110
Теофрастовые 10, 108
Тепари 197
Тепуалия 219
Терминалия 222, **223**, 224
Термопсис 196
Терн 176, 186
Тёрнера **49**, 50, 60, **табл. 5**
Тёрнеровые 8, 49, **табл. 5**
Терносляива 186
Тернстремия 23, **табл. 3**
Теспезия 134
Тессарандра 371
Тетрагастрис 255, 256
Тетракарпея 154
Тетракме 69
Тетракмидион 69
Тетрамелес 61, **62**
Тетрамериста **24**, 25
Тетрамеристовые 8, 24
Тетранема **табл. 57**
Тетрапанакс 301
Тетраплазандра 300, **301**
Тетраптерис 282
Тетрахондра 408
Тетрацера **11**, 12, 13, 14
Тиарелла **160**, 161, 162
Тибодия 89
Тибухина **212**, 214, 215, 216
Тиенмуйя 434
Тизанокарпус 69
Тилахиум 67
Тилоа 223
Тимелия 142
Тимьян 405, 407, 409, **411**
Тиннантус 429
Тиннея 409
Тинуйя 260, **261**, 262, 264
Тиринтция 270, 272
Тиррея 254
Тладианта 54, 55
Тмин **306**, 308
Товомита 29
Тоддалия 237
Токока 215
Толмия 160, 162
Толокнянка 88
Толстянка 163, **164**, 166, **табл. 23**
Толстянковые 147, 163, **табл. 23**
Томат **414**, 417
Тонпингия 331
Тополь 9, **81**, 82, 83, 84, 329
Торения 424
Торилис 307
Тоцция 422, 425, 426
Трапелла 426
Трахелоспермум **табл. 49**
Трахилобиум 200
Тревезия 298
Трематокарпус **456**
Трехкосточник 377
Триаденум 27
Триаллис 283
Трианея 418
Трибелес 153
Трибулус 399
Трикомария 283
Триния 305
Триодапис 451
Триолена 213
Триптероспермум 369
Тристания 218
Тристеллатейя 282
Тристиха 203
Триумфетта 117, 118, 119
Трифиофиллум 19, **20**, **21**
Трифостемма 36
Трихаптера 444
Трихилия 254
Трихозантес 59
Трихокаулон 263, 264
Трихоспермум 119
Тубераpиум 416
Туберария 47
Тунбергия 444, **445**, 446, **табл. 62**
Тунг 138, **табл. 20**
Тупидантус 298, 299, 300, **301**

Тургеневия 306
Тунефортия 396
Турпиния 259
Турретия 429, 431
Турча 110, 111, 112, 113, 114, 115
Тыква 54, 55, 58
Тыквенные 8, 53, табл. 7
Тысячелистник 471

## У

Уилксия 470, 471
Укроп 308
Улекс табл. 27
Умбертия 387
Умбиликус 164, 165, 166
Умбрантера 311
Унгнадия 262
Ункарина 431, 432, 433
Ункария 353, 356, 357
Уратея 18, 19
Урена 134
Уруть 230
Устерия 352, 353
Утлерия 362
Уэртея 259

## Ф

Фагара 237, 240, 242, 245
Фагония 249
Фагрэя 351, 352, 353
Фалерия 142
Фалькия 388
Фарамея 357
Фармерия 204
Фасоль 197
Фатсия 301
Фатсхедера 301
Фацелия 393, 394
Фацелларня 319
Фебалиум 241
Федия 378, 380, 381, 382
Фейхоа 221, 222, табл. 32
Феллина 313
Фендлера 154
Фенхель 309
Ферония 245
Ферула 305, 306, 309, табл. 42
Фиалка 40, 41, 42, 43, 44, 45, табл. 6
Фиалковые 7, 40, табл. 6
Физалис 415
Физокалимма 209
Физостигма 200
Филика 333, 335
Филлициум 262, 263
Филлантера 362
Филлантус 136, 138
Филлартрон 428
Филлахна 459
Филлирея 372, 373, 375, табл. 51
Филлодоце 92, 96, табл. 13
Филлонома 153, 154
Филлохарис 447, 450
Фирмиана 120, 121, 123, 124
Фисташка 257, 258, 259, табл. 35
Фитокрена 309, 311
Фитчия 464, 470
Флакуртиевые 8, 33, табл. 5
Флакуртия 34, 35
Флиндерсия 245
Флокс 390, 391, 392, табл. 53
Фолейола 68
Фолидия 444
Фолисма 399
Фонтанезия 371, 373
Форадендрон 327, 328
Форестьера 371
Форзеллезия 15, 314
Форпя 370
Форсайтия 371, 372, 373, 374
Форстера 459
Фортьюнелла 244
Фотиния 183
Фразера 367
Франгула 335
Франкениевые 9, 75
Франкения 75, 76, 77
Франкландия 341, 345
Франклиния 22, табл. 3
Фрезиера 23
Фремонтодендрон 120, табл. 17
Фригилантус 324, 325, 326
Фрима 400
Фузиспермум 41
Фуксия 224, 225, 227, 228, табл. 33
Фукьериевые 9, 79, табл. 11
Фукьерия 79, 80, 81
Фумана 47, 48
Фуопсис 355

## Х

Хаастия 465
Хаброцеталум 20, 21
Хагения 179, 182
Хайя 253
Хакея 340, 343, 345, 346, 347, табл. 46, 47
Халезия 98, 100
Хамегигас 421, 422, 423
Хамедафна 88, 89
Хамерион 225
Хаметия 85
Хамира 73
Ханкорния 361
Хардвикия 191
Харилла 51
Хармсиопанакс 301
Хариманелла 89
Хартия 23
Хатьма 132, 135
Хаувелия 448
Хаунохитон 318
Хауя 224, 227
Хвостниковые 350, 447
Хебе 421, 425, 426, 427
Хебенштретия 426
Хелиция 340, 342
Хелозис 331
Хелопантус 368
Хельвингиевые 149, 296
Хельвингия 296, 297
Хемипогон 362
Хеннантус 371
Хеномелис 185
Херманния 120, табл. 17
Хесперелея 371
Хесперомелес 183
Хетокаликс 190
Хиденантус 235
Хиозохетон 253
Хилиантус 421
Хиллебрандия 63, 64
Хилопсис 428
Хильдебрандтия 386
Хинное дерево 356, 357, 358
Хионантус 371, 375
Хиппомане 140
Хиптис 405, 406, 409, 410
Хирония 369
Хиртелла 187, 188
Хламидофитон 332
Хлоантес 402
Хлопчатник 132, 133, 135
Хна 208, 209
Ходжсония 60, табл. 9
Хойя 362, 365
Холмшельдия 401, 403
Холрунгия 36
Хомалодискус 74
Хопея 125
Хоретрум 320
Хоризис 467
Хоризия 129, табл. 18
Хорилена 241
Хослундия 409
Хохенакерия 302, 303
Хохерия 134
Хрен 73
Хризантема 472
Хризобалановые 147, 187
Хризобаланус 187, 188
Хризофиллум 104, 105
Хрозофора 138
Христисония 434, 435
Хуануллоа 419
Худия 363
Хультемия 179
Хура 136
Хурма 101, 102, 103, табл. 15
Хутия 391

## Ц

Цаушнерия 228
Цеанотус 333
Цедрела 253, 254
Цедрелинга 190
Цезальпиния 192, 194
Цельнолистник 236, 240
Центауродендрон 475
Центелла 309
Центрадения 213
Центролобиум 191, 195
Центропогон 449, 457, 458, 459
Центросема 195
Цератиола 95, 96
Цератопеталум 152
Цератотека 431, 432
Цербера 361
Цериопс 231, 232
Церкокарпус 179, 180, 181, 182
Церопегия 362, 363, 365, табл. 50
Церцис 190, 191, 196
Цеструм 418, 419, табл. 56
Цефалантус 355
Цефалария 384
Цефалотовые 146, 166
Цефалотус 166, 167, 168, 169
Цианантус 448, 449, 451, 459
Цианея 455, 456, 457, 458, 459
Цикламен 110, 111, 112, 114, 115
Циклантера 59
Цикорий 475

Цикута 309
Цимбалария **422**, 426
Цинерария 473
Циния 469
Циноморисвые 150, 329
Циноморий 329, 330
Цирилла **97**
Цяртандра 436, 438
Цирцея 224, **226**, 227
Циссус 335, 336, **337**
Цистанхе 434, 435, табл. 59
Цитарексилум 404
Цитрон 234, 244
Цитронелла 310, 311
Цитрус 236, 237, 238, 240, 241, 242, 243, 244
Цифия 448, 453, **454**
Цифокарпус 453
Цифомандра 417
Цмин 473

## Ч

Чабер 411
Чай 21, 22
Чайные 7, 8, 18, табл. 3
Чайот 59
Чальмугра 35
Чезнейя табл. 27
Череда 465, 467, 469
Черемуха 185, 186, 187
Черешня 186
Черника 88, 89, 91, 93
Черноголовка 408
Черноклен 266
Чернокорень 398
Чертополох 468, 474
Чесночник 70
Чилибуха **351**, 352, 353
Чина 190
Чистец 406, 411, 412
Чозения 81, 82, 84
Чубушник 154, 155, **табл. 21**

## Ш

Шалфей 405, 406, 407, **408**, 409, **411**
Шаровница 426
Шеддок 242, 244
Шелковое дерево 245
Шелленбергия 202
Шелюга 85
Шерстолистник 464
Шерстоплодник 69
Шефердия 338, 340
Шефлера 297, 298, 299, **300**, 301, табл. 41
Шикша 95
Шиповник 169, 183
Шлемник **405**, 406, 407, 409, 412, табл. 55
Шлехтерина 36
Шорея 124, 125, 126
Шортия 97, 98
Шпороцветник 407, **410**
Шранкия **195**
Шребера 371, 373
Штокроза 132
Шумахерия **12**
Шурмансия 19

## Щ

Щитолистник **303**, 304, 307

## Э

Эбеновые 9, 98, **табл. 15**
Эбенус 101
Эвакс 473
Эвбрахион 327
Эвкалипт 217, 218, 219, 220, 222, 326, табл. 32
Эвкария 323
Эвклеа 103
Эводия 240
Эврия 23
Эвтемис 19
Эвфория 263
Эгинетия 433, 434, 435, 436
Эгифила 403
Эгицерас 106, **107**, 108
Эгле 245
Эдвардсия 196, 197
Эдельвейс 406, 473
Эджвортия 144
Эдрайантус 447, 450
Экзогониум 389
Экзокарпос 318, **319**, 320, 321, 323
Эксохорда 177
Элеокарповые 10, 116
Элеокарпус 116, **117**
Элеутерококк 297, 298, 300, 302, табл. 41
Элефанторриза **191**
*Эллиотия* 90
Эллипантус 202
Элмера 160
Эльвазия 19
Эмбелия 106
Эмбортиум 346
*Эмлерия* 185
Эммотум 310
Энартрокарпус 69
Эндодесмия 28, 29
Энкиантус 93
Энотера 225, **226**, 227, 228
Энрикезия 354, 357
Энтада 194, 195
Энтандрофрагма 253
Энтеролобиум **195**
Эониум 163, 166
Эпакрис **96**, 97
Эпакрисовые 9, 95
Эпигея 92, 93
Эписция 436, 439, табл. 60
Эпифагус 434, 435
Эрантемум табл. 62
Эрблихия 49
Эремолена 127
Эремолепис 327
Эремофила 443, 444
Эремоцитрус 245
Эретия 395, 397
Эриандра 285
Эрика 88, **89**, 91, 93, **табл. 14**
Эринус 424
Эриогонум 399
Эриодиктион 394
Эриостемон 241, 242
Эрисма **284**, 285
Эрисмадельфус 284, 285
Эритрина 192, 196, 322
Эритроксилум 275
Эритропалум 318
Эритроспермум 34
Эритрохитон 237, **238**, табл. **43**
Эритьера 120, 121, 123
Эрисстимейра 356
Эррания 121
Эскаллониевые 146, 149, 153
Эскаллония **154**
Эскулус 266, 267, 268
Эспарцет 199
Эспелетия 464, 470
Эсхинантус 437, 439
Эукрифиевые 146, 152
Эукрифия 152, **153**
Эускафис 258, 259, **табл. 37**
Эфулензия 36
Эхиноцистис 58
Эчеверия 164, **165**, 166
Эшвейлера 234, 235
Эшиномене 190

## Ю

Юлианиевые 257, 258
Юнквея 475
Юннанея 23

## Я

Яблоня 175, **176**, 183, 184, 185, 329
Язвенник 193
Якобиния 446
Якорцы **247**, 248, 249, 250
Янкея 439
Янусия 283
Ярутка 70
Ясенец 236, 237, 238, 239, 240, 241, табл. 34
Ясень 103, 266, 371, 373, 374, 435
Ясменник 356
Яснотка 407, 409
Ястребинка 476

# УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

## A


Abelia 376, 381
Abeliophyllum 371
Abelmoschus 132
— esculentus **134**, 135
— moschatus 135
Abrus 196
Abutilon 133
— hybridum табл. 18
— indicum 134
— theophrasti 135
Acacia 196, 276
— albida 199
— formicarum 50
— neriifolia табл. 28
— senegal 199
*Acaena* **179**
— ascendens 181
Acalypha **139**
— hispida табл. 20
Acantholepis 475
Acanthopanax sessiliflorus 297
— trifoliatus 298
Acanthosicyos 55
— horridus **55**
— naudinianus 56
Acanthosyris falcata 323
Acanthus **444**
— ilicifolius 446, табл. 62
— *mollis* **445**, 447
— spinossus 447
Acer 264, 289
— barbinerve 266
— campestre 266
— carpinifolium **264**
— davidii 266
— laurinum **264**
— mandshuricum 266
— mono 266
— negundo **264**, 265
— palmatum 265
— pentaphyllum 264, **265**
— platanoides 264, 265
— pseudoplatanus 265
— rubrum 264, 289
— saccharum 266
— tataricum 266
— tegmentosum 266, табл. 37
— turkestanicum 265
Achillea 471
— millefolium 471
— tenuifolia 471
Achimenes 438
Acicarpha 462
Acioa 187
— guianensis **188**
Aciphylla 303
Acrotrema 11
Acthionema 72
— arabicum **69**
— carneum 72
— *diastrophis* 69
— heterocarpa 72
— pulchellum 69
Actinidia 86
— arguta 86
— callosa 86
— chinensis 86, табл. 11
— kolomikta **87**
— polygama 86
Actinodium 217
Actinolema macrolema **306**
Actinostemma lobatum 61
Actinotus 305
Adansonia 128, 130
— digitata 130, табл. 19
Adenanthera bicolor 196
— pavonina 196
Adenanthos 345
— obovata табл. 46
Adenia 36
— globosa 38
— pechuelii 38
— venetata 38
Adenium 359
— obesum 359, **360**, табл. 7
Adenocalymma bracteatum **429**
— macrophyllum 429
Adenophora 448
Adenoplea
Adina rubella табл. 48
Adinandra 23
Adoxa moschatellina 378
Adromischus 166
— poellnitzianus **165**
Aegiceras 106
— corniculatum **107**
— floridum 107
Aegiphila 403
Aeginetia 434
— indica 433, **435**, 436
Aegle marmelos 245
Aegopodium 305
— podagraria 307
Aeonium 163
— arboreum **163**
*Aeonium balsamifera 166*
— canariense **163**
— ciliatum **163**
— glandulosum **163**
— glutinosum **163**
— nobile **163**
— palmense 166
— saundersii **163**
— sedifolium **163**
— *smithii* **163**
Aeschynanthus 438
— parasiticus **437**
Aeschynomene virginiana 190
Aesculus 266
— californica 267
— glabra 267, **268**
— hippocastanum 266, 267, 371, табл. 37
— indica 268
— parviflora 267
— turbinata 267
Aethusa cynapium 309
Affonsea 192
Afrocrania 293
Afrormosia excelsa 190
Afzelia 196, 199
— bijuga 194
Agapetes 88
— serpens табл. 12
Agatea **41**
Agathosma 240, 241
— apiculata **239**
— capense 238
Agelaea 201
Ageratum houstonianum 474
Aglaia 253
Agonandra excelsa 318, 319
Agrimonia 180
— eupatoria **180**, 181
Ailanthus altissima **246**
— altissima var. erythrocarpa 246
Ajuga 407
— genevensis 405, табл. 55
— reptans 405
Alangium 289
— chinense **290**
— griffithii 289
— grisolleoides 290
— nobile 289
— platanifolium 289
— ridleyi 289
— salviifolium 289
Albizia flacataria 190
Alcea 132

Alcea rosea 135
Alchemilla 179
Aldrovanda 172
— vesiculosa 174
Alectra parasitica 427
Aleurites 138
— cordata 138, табл. 20
— fordii 138
— moluccana 138
Alexa 190
Alhagi pseudalhagi 196
Alkanna 394, 396
— tinctoria 396
Allanblackia 28
— stuhlmannii 31
Allanthospermum 273
Allantoma 236
Allemanda 361
— cathartica 359
Allexis cauliflora 40
Alliaria petiolata 70
Allophylus 259
Alloplectus capitatus табл. 61
Alniphyllum 98
— fortunei 100
Aloisia triphylla 400, 402, 404
Alona 414
Alonsoa 423
Alseuosmia 375
Alstonia 359
— scholaris 360
Althaea officinalis 133, 135
Altingia excelsa 23
Alysicarpus 194
Alyssum 70
Amblyanthopsis 108
Amblyanthus 108
Ambrosia 463
— artemisiifolia 469
Amburana cearensis 195
Amelanchier 184
Amelasorbus 184
Amethystea 410
Amherstia nobilis 191, 201
Ammania latifolia 206
Ammi visnaga 309
Ammobium 473
Ammobroma sonorae 399
Ammodendron 196
— conollyi 194
Amoreuxia 46
— palmatifida 46
— wrightii 46
Amorpha 193
Ampelopsis brevipedunculata табл. 44
Ampeloziziphus 333
Amphiblemma cymosum табл. 31
Amphicome 430
Amphilophium 430
Amphipterygium adstringens 257
Amyema 326
Amygdalopersica 185
Amygdalus 185
— communis 186
Anacardium 256
— occidentale 257, табл. 36
Anagallis 110
— arvensis 111, 112
Anastatica hierochuntica 71
Anchietea 41
— salutaris 43, 45
— — var. martiana 43
Anchusa 395
Ancistrothyrsus 36
Andrachne colchica 137
Andromeda 88
Androsace 110
— helvetica 110
— ochotensis 110
Androsiphonia 37
Anechitis lappulacea 359, 361
Anemopaegma mirandum 428
Anethum gravoeleus 308
Angelica ursina 305
Angylocalyx 192
Aningueria 105
Anisadenia 271
— saxatilis 272
Anisoptera 125
Anisotoma arnottii 362
Anisum vulgare 308
Anneslea 23
Anogeissus 223
Anopterus 154
Antennaria dioica 473
Anthemis 471
— cotula 471
— tinctoria 471
Anthobolus 321
Anthobryum 75, 76
— triandrum 77
Anthocleista nobilis 351
Anthospermum 355
Anthriscus 305
— cerefolium 309
Anthyllis 193
Antidaphne 327
Antidesma 138
Antirrhinum 424
— majus 427
Antonia 352
Anysophyllea 231
Aotus 190
Apacheria chiricahuensis 15
Aphanopetalum 151
Aphelandra 446
Apium graveolens 308
Apocynum cannabinum 361
Apodites 311
Apophyllum 66
Appendicularia thymifolia 213
Aquilaria 142
— sinensis 143
Arabis constancii 70
Arachis hypogaea 197, 198
Aralia 297
Arbutus 92, 93
— andrachne 93, табл. 13
Archidendron 192
Arceuthobium 327
— minutissimum 327, 329
— oxycedri 328, табл. 43
— pusillum 329
Arcterica 93
Arctium 464, 475
Arctopus 305, 307
— echinatus 302
Arctostaphylos 88
Ardisia crenata 107, 108
— crispa 108
— elliptica 107
— humilis 108
— littoralis табл. 16
— primulifolia 106
Ardisiandra 112
Argania 103
Argusia 396
— argentea 396
— gnaphalodes 396
— sibirica 396
— sogdiana 396
Argylia radiata 428
Argyroxiphium sandwicense 470
Aristotelia maqui 116
Arjona 318
— tuberosa 323
Armeniaca 185
— vulgaris 186
Armenoprunus 185
Armoracia rusticana 73
Arnebia 397
Arnica montana 473
Aronia 184
— melanocarpa 185
Arrabidaea chica 431
Arracacia xanthorhiza 309
Artemisia 466, 470
— absinthium 472
— cina 471
— dracunculus 472
Aruncus 177
Asclepias curassavica табл. 50
— syriaca 364, 365
Asperugo 398
— procumbens 394
Asperula 356
Aspidosperma 359
— quebracho-blanco 361
Aster 470
Asteriscus pygmaeus 468
Asterolinon 110
Asteropeia 23
Astianthus viminalis 428
Astilbe 160
— chinensis 162
— japonica 162
Astragalus 123
— sect. tragacantha 199
Astrantia 304
— trifida табл. 42
Astrocarpus 75
Astronia 214
Astrotrichilia 254
Asystasia gangetica 445
Atropa 414
— bella-donna 415, табл. 56
Aucoumea 255
— klaineana 256
Aucuba 293
— eriobotryifolia 293
— himalaica 293
— japonica 294
— japonica f. variegata 294
Augea 247
— capensis 249
Averrhoa 276
— bilimbi 276, 277
— carambola 277
Avicennia 400
— tomentosa 402
Ayenia 121
Azalea pontica 92
Azara 34
— microphylla 34, табл. 5
Azima 317
— sarmentosa 317
— tetracantha
Azorella 302
— glabra 302

Azorella selago **307**
Azorina 453
— vidalii **449**

## B

Baccharis 470
— aphylla 463
— articulata 465
Baeckea 217
Balanites 251, 252
— aegyptiaca 252
— maughamii 252
— wilsoniana 252
Balanophora 331
— fungosa 332
— hildebrandtii **331, 332**
Balsamita major 472
Balsamodendron 255
Balthasaria 23
Banisteriopsis caapi 284
Banksia 340, 347
— attenuata табл. 46
— baxteri 343
— coccinea 343
— dentata 347
Baptisia 196
Barbarea vulgaris 73
Barklya syringifolia 190
Barleria 446
Barringtonia 234
— apiculata 236
— asiatica 235, 236
— racemosa 236
Bauera 151
Bauhinia 190, 201
— holophylla **200**
Beatsonia 75
Beaufortia anisandra **219**
Beaumontia 360
Beaupreopsis 341
Begonia 63
Begoniella 63
Bejaria 89
Bellendena 341, 346
Bellis perennis 470
Bellucia 216
Belmontia grandis 369
— primuliflora **369**
Bembicia axillaris 34
Bencomia 181
Benincasa 57
— hispida 58
Berchemia 333
Bergenia 162
— crassifolia 162
— pacifica табл. 22
Bergia 32, 33
— ammanioides 33
— aquatica 33
— capensis 33
— suffruticosa 33
Berneuxia 97
Berrya 117
Bertholletia excelsa 235
Besleria 436
Betonica 406
— officinalis 405
Bhesa 314
Bidens 465, 467, 469
— tripartita 469
Bignonia leucoxylon 431
Billardiera 157
Billia 266
Biophytum sensitivum 276
Biovularia 441
Bixa orellana 45
Blackstonia perfoliata **366**
Blechum 446
Blepharis 445
— grossa 446
Blighia sapida 263
Boeica *filiformis* 438
Bolandra 160
Bombacopsis cubense **130**
— glabra 130
Bombax ceiba 129, табл. 19
Bonplandia geminiflora **391**
Bonyunia 352
Borago 397
— officinalis 397, 398
Boronia 241
Boschniakia 434
— rossica 434, 435
Boscia foetida 67
Bosvellia 255
— sacra 256
Bougueria 440
Bouvardia 358
Bowlesia 303
Boykinia 160
Brachychiton 120
— rupestris **121**
Brachylaena 464
— merana 464
Brachyotum 215
— benthamianum **216**
— ledifolium 216
Brachysema 192
Brachystegia 196
Brassaiopsis 298
Brassica 73
— chinensis 73
— juncea 73
— napus var. napobrassica **74**
— napus var. napus 73
— nigra 73
— oleracea 73
— pekinensis 73
— rapa 74
— sylvestris 73
Bravaisia 444
— integerrima 444
Braya alpina 70
Bredemeyera 285
— colletioides 285
Bretschneidera sinensis 268
Brexia 153
Bridelia 138
Brighamia insignus 449, **450**
Bronnia 79
Broussaisia 154
Brugmansia 418
— arborea 418, табл. 56
— candida 418
Bruguiera 231
— gymnorhiza **231**, табл. 33
— sexangula 232
Bruinsmia 98
Brunellia 151
Brunfelsia 420
Brunonia 460
Bryanthus 92
Bryocarpum 110
— himalaicum **111**
Bryonia melanocarpa **57**
Bryophyllum 166
Buchenavia 223
Buckleya 320
Buddleja 420
— delavayi 421
— tibetica 421
Bulnesia 248
— arborea 250
Bumelia 103
— tenax 105
Bunchosia 283
Bunias 69
Bunium 307
Bupleurum 302, 306
— aureum 304
— canescens 306
— fruticosum **303**, 306
— haldreichii **303**, 304
— spinosum 307
Burchellia bubalina 355
Burmeistera 457
Bursera 255
— gummifera 256
— simaruba 255
Burttia prunoides 202
Butyrospermum parkii 105
Byblis 158
— gigantea **158**
— liniflora 158
Byronia 311
Byrsocarpus 201
Byrsonima 283
— verbascifolia 284

## C

Cadia 193
— purpurea **191**
Caesalpinia 194
— pulcherrima 192
Cakile lanceolata **71**
— maritima **71**
Calatola 311
Calceolaria 424
— plantaginea **425**
Calendula 473
— officinalis 468, 469, 473, табл. 64
Callicarpa 404
Callichlamys 429
Callicoma serratifolia 152
Callistemon rigidus табл. 32
Callistephus chinensis 470
Callitriche cophocarpa табл. 55
— hamulata 413
— hermaphroditica 412, **413**
— naftolskyi 414
— palustris 412, **413**
Callosurus 40
Calluna 88
— vulgaris 90
Calocarpum 105
Calodendrum 238, 240
— capense 240
Calogyne 460
Calophyllum 28
— inophyllum 29
— takamahaka 31
Colothamnus gracilis 219
Calothyrsus 267
Caltha palustris 422
Calycera eryngioides **463**

Calycophyllum 354
Calycopteris 223
Calycorectus 217
Calystegia 386
— americana табл. 53
— saepium 388
— soldanella табл. 53
Camarea 282
Camelina sativa 73
Camellia 21
— japonica 22
— oleifera 22
— reticulata 22
— saluenensis 22
— sasanqua 22
Cameraria 361
— latifolia 359
Camoensia scandens 190, табл. 26
Campanula 447, 452
— carpatica 459
— edulis 452
— medium 459
— mirabilis 452
— paradoxa 452
— patula табл. 63
— petraea 452
— radula 452, табл. 63
— rapunculoides 449
— rapunculus 459
Campsis radicans 427, табл. 58
Camptostemon 131
Camptotheca 288
— acuminata 289
Campylostemon 315
Canarina 447
— abyssinica 452
— canariensis 452
— eminii 449
Canarium 255
— nigrum 256
Cansjera 318
Cantlea 311
Cantua quercifolia 391
Capanea grandiflora 439
Caperonia 138
Capparis 64
— acuminata 66
— aphylla 66
— cynophallophora 66
— fierbrigii 66
— galeata 65
— guenezii 65
— herbacea табл. 10
— persicifolia 65
— spinosa 67
Capsella bursa-pastoris 73
Capsicum annuum 415
— frutescens 416
Caracasia 26
Caraipa 28
Caragana 435
Carallia brachiata 232
— lancifolia табл. 33
Carania 36
Cardamine chenopodiifolia 70, 72
— hirsuta 71
— impatiens 71
— pratense 70
Cardiandra 154
Cardiospermum 260
— grandiflorum 262
— halicacabum 262
— integerrimum 262
Carduus 457, 474
— nutans 468
Careya 236
Carica 51
— candamarcensis 53
— candicans 53
— monoica 53
— papaya 51, 52, табл. 7
— quercifolia 53
Cariniana 236
Carissa 359
— cavandas 361
Carlemannia 375
Carlina 474
Carolofritschia 438
Carpodetus serratus 153
Carriera 35
Carthamus tinctorius 475
Carum carvi 306, 308
Casasia clusiifolia 355
Casearia aculeata 34
— leucolepis 34
— praecox 35
Casimiroa edulis 239, 245
Cassia 192, 194, 200
— acutifolia 200
— angustifolia 200
— *spectabilis* 195
— sturtii 201
Cassine 314
Cassiope 88
— redowskii 89
Cassipourea 231
Castanea sativa 266
Castanospermum 192
— australe 191, 195
Castela 245
— emoryi 246
Catalpa 427
— bignonioides табл. 58
— ovata табл. 58
Catopheria 410
Catophractes 427
Caucalis 307
Caucanthus 283
Caulanthus inflatus 68
Cavanillesia platanifolia 129
Caylusea abyssinica 75
Ceanothus 333
Cedrela 253, 254
— mexicana 254
Cedrelinga catanaeformis 190
Ceiba 129
— parvifolia 129
— pentandra 129
Celastrus 313
— scandens 315
Centaurea 466, 474
— cyanus 467, 474
— diffusa 468
— jacea 467, 474
Centaurium 366
Centaurodendron 475
Centella asiatica 309
— calliodus 304
Centradenia inaequilateralis 213
Centranthus 378
— longiflorus 380, 381
— ruber 382
Centrolobium robustum 195
— tomentosum 191
Centropogon 449, 457
Centrosema brasilianum 195
Cephaëlis ipecacuanha 358
Cephalanthus 355
Cephalaria 384
— gigantea 384
— litvinovii 384
— syriaca 384
Cephalotus follicularis 166, 167
Cerasus 185
— avium 186
— fruticosa 186
Ceratiola ericoides 95
Ceratonia siliqua 189, 198
Ceratopetalum apetalum 152
Ceratophyllum 230
Ceratotheca 431
— sesamoides 432
Cerbera manghas 361
Cercis 190, 196
— siliquastrum 191
Cercocarpus 179
— ledifolius 180
Cerinthe 395, 397
Ceriops 231
Ceropegia 362
— sandersonii 365
— stapeliiformis табл. 50
Cestrum 418
— campestre 419
— elegans табл. 56
— nocturnum 418
Chaenomeles 185
Chaerophyllum prescottii 307
Chaetocalyx 190
Chamaedaphne calyculata 88, 89
Chamaegigas intrepidus 421, 422
Chamaetia 85
Chamerion 225
Chamira circaeoides 73
Chaunochiton loranthoides 318
Chelonanthus 368
Chesneya kopetdaghensis табл. 27
Chilianthus arboreus 421
Chilopsis linearis 428
Chimaphila umbellata 94
Chionanthus 371
— virginica 375
Chironia 369
Chisocheton 253
— micrantha 253
Chlamydophyton 332
Chloanthes 402
Chloroxylon swietenia 245
Choretrum 320
Chorilaena 241
Chorisia 129
— speciosa табл. 18
Chorisis repens 467
Chosenia 81, 84
— arbutifolia 84
Christisonia tubulosa 434
Chrozophora 138
Chrysanthemum 472
— carinatum 472
— coronarium 472
— segetum 472
Chrysobalanus icaco 187, 188
Chrysophyllum africanum 105
— amplifolium 104
— cainito 105
— lanceolatum 104
— oliviforme 104
Chrysosplenium 160
Chydenanthus 235

Chysobalanus 187
Cicer arietinum 198
Cichorium 475
— endivia 475
— intybus 475
Cicuta 305
— bulbifera 308
— virosa 309
Cinchona 356
— ledgeriana 357, 358
Cineraria 473
Circaea 224
— cordata 226
— lutetiana 227
Cirsium 474
— arvense 474
— englerianum 474
— oleraceum 474
— vulgare 474
Cissus 335
— bainesii 336
— cactiformis 336
— currori 337
— gongylodes 336
— juttae 336
— quadrangula 336
— subaphylla 338
Cistanche 434
— flava табл. 59
— phelypaea 435
Cistus 47
— ladanifer 47
— monspeliensis 47
— tauricus табл. 6
Citharexilum 404
Citronella 310, 311
— gongonha 311
Citrullus 55, 56
— colocynthis 56, 57, табл. 7
— ecirrhosus 56
— lanatua 56
Citrus 236
— aurantiifolia 244
— aurantium 243
— bergamia 243
— grandis 242, 244
— junos 244
— limetta 241, 244
— limon 244, табл. 34
— medica 244
— paradisi 244
— reticulata 244
— sinensis 238, 243
Cladostemon 67
Cladothamnus 89
Clarkia 228
— amoena 228
— elegans 228
— unguiculata 228
Clavija 108
— grandis 108
— longifolia 109
— pungens 109
Clematoclethra 87
Cleome 64
— anomala 66
— coluteoides 67
— glandulosa 66
— raddeana 67, табл. 10
Clermontia peleana 456
Clerodendrum aculeatum 400
— bungei 404
— minahassae 401
Clerodendrum myrmecophilum 401
— thomsoniae 400, 401
Clethra 87
— alnifolia 87, табл. 11
— arborea 87
— barbinervis 87, табл. 14
Cleyera 23
Clianthus 201
— formosus табл. 28
Clidemia 214
Cliffortia 179
Clitandra 361
Clitoria cajanifolia 196
Clusia 28
— organensis 28
— rosea 29, табл. 4
Clusiella 29
— elegans 30
Cnestis 201
— ferruginea 202
Cnicus benedictus 475
Cobaea 391
— penduliflora 391, 393
— scandens 391, 392
Cochlearia 73
Cochlospermum 46
— tinctorium 46
— vitifolium 46
Codia 152
Codiaeum variegatum 139, табл. 20
Codiocarpus 311
Codon 394
Codonanthe 436, 438
— gracilis 439
Codonopsis 447
— clematidea 449
— pilosula 448
Coffea 357
— arabica 356, 357, табл. 48
Cola 122
— acuminata 123
— nitida 122
Coldenia procumbens 395
Coleogyne 179
Coleus 407
— amboinicus 410
— edulis 410
— hybridus табл. 55
— vettiverioides 410
Colletia armata табл. 43
Collinsia 424
Collomia grandiflora 392
Colona 118
— auriculata 119
— codap 119
— erecta 119
Coloncoba 33
Colpoon compressum 328
Colubrina 334
Columnea 436
— gloriosa табл. 60
Colutea buhsei табл. 27
Coluteocarpus vesicaria 69
Comandra 320
Comarum palustre 176, 181
Comastoma tenellum 367
Combretocarpus rotundatus 232
Combretum 222
— decandrum 223
— fruticosum 223
— hilarianum 223
— lanceolatum 223
— paniculatum 222
Combretum racemosum 222
— rupicola 223
Commidendrum 470
Commiphora 255
— abyssinica 256
— opobalsamum 256
Compassia moluccana 190, 194
Conandron 436
Condilocarpon 359, 361
— rauvolfiae 359
Conium maculatum 309
Connarus 201
— guianensis 202
— patrisii 202
Conocarpus erectus 223, табл. 33
Conopholis 434
Conospermum 343
— ellipticum 344
Consora 366
Convolvulus 388
— arvensis 386, 388
Conyza canadensis 468
Copaifera 199
Coprosma 355
Corallocarpus 60
Corchoropsis 117
Corchorus 117, 118
— capsularis 118
— olitorius 117, 119
— trilocularis 119
Cordia 395
— africana 396
— dodecandra 395
Cordyloblaste 100
Corema 95
Coreopsis 469
— grandiflora 469
— tinctoria 469
Coriandrum 305
— sativum 304, 308
Coris 110
Cornus 290, 291
— canadensis 293
— capitata 292, табл. 39
— florida 292
— kousa табл. 39
— mas 291
— suecica 293, табл. 39
— volkensii 293
Coronilla varia 193
Correa 241
— speciosa 238
Cortusa 112
Cosmos bipinnatus 469
Cotoneaster 183
— integerrimus 184
Cotula myriophylloides 465
Cotyledon 163
Coula edulis 318
Couma 361
Couratari oblongifolia 234
Couroupita 234
— guineensis 234, 236
Cousinia 474
Cotinus coggygria 258
Cowania mexicana 182
Crambe abyssinica 73
— fruticosa 68
— kotschyana 73
— maritima 72, 73
Craniolaria 432
Crassula 163
— aquatica 163

Crassula arborescens 163
— argentea 163, 166
— columnaris 163, **164**
— lycopodioides табл. **23**
— pyramidalis 163
Crataegus 183
— oxyacantha 184
Crataegomespilus 184
Crataeva 66
— tapia 67
Cratoxylum 28
Cremolobus 68
Crepis 475
Crescentia amazonica 431
— cujete 428, 431
Crinodendron pataqua 116
Cristaria 134
Crithmum 303
Crocanthemum 47
Crossosoma californica **15**
Crossostylis 231
Croton 138, 211
— cascarilla 138
— draco 138
— echinocarpus 138
— eluteria 138
— tiglium 138
Crowea 241
Crumenaria 333
Crupina vulgaris 467
Cryptodiscus ammophilus 307
Ctenolophon 271
Cucumis 60
— melo 60
— sativus 60
Cucurbita 58
— maxima 58
— moschata 58
— okeechobeensia 58
— pepo 58
Cuminum cyminum 309
Cunonia capensis 151
Cuphea 206
— ingrata **208**
Curatella 11
— americana 12
Curtisia 290, 293
— dentata 293
Cuscuta 389
— alba 389
— campestris 389
— epilinum 389
— europaea 389
Cyananthus 448, 451
— microphyllus 449
Cyanea 455
— aculeatiflora 456
— aspleniifolia 455
— glimesiana 455
— hirtella 457
— leptostegia 455
— linearifolia 455
— shipmanii 455
— tritomantha 459
Cyamopsis tetragonoloba 201
Cyclamen 110
— persicum 115
— purpurescens **111**
Cyclanthera 59
Cydonia oblonga 185
Cymbalaria muralis 422, 423
Cynara 474
— cardunculus 474
Cynara scolymus 474
Cynoglossum 398
— officinale 398
Cynomorium 329
— coccineum 329
— songaricum 329
Cyphia 448, 453
— corylifolia **454**
Cyphocarpus 453
Cyphomandra 417
Cypripedium 424
Cyrilla racemiflora **97**
Cyrtandra 436, 438
— occidentalis 438

# D

Dabecia 89
Dactylanthus 331
— taylorii 298
Dahlia 470
Dalbergia 199
Dalechampia roezliana табл. 20
Dalzellia ramosissima 203
Dapania 276
Daphne 142
— altaica 144
— mezereum 142, табл. 21
— papyracea 144
Darwinia 218
Dasylepis 34
Datisca 61
— cannabina 61
— glomerata 62
Datura 417
— innoxia 418
— metel 418
— stramonium 415, 418
Daucus 304
— sativus 308
Davidia 287
— involucrata 287, табл. 40
Davilla 11
— flexuosa 12
— grandiflora 12
Decanema bojerianum 362
Decodon 207
Decorsella paradoxa 43
Deherainia cubensis 108
Deidamia 36
Dekindtia 371
Delissea 456
Delonix regia 189, 201, табл. 26
Dendranthema 472
— indica 472
— morifolia 472
Dendrophtora 327
Dendroseris 476
Dendrosicus latifolius 430
Dendrosicyos socotranus 55, 60, табл. 7
Dendrostellera turkmenorum табл. 21
Dendrotrophe 319
Dentaria 70
Desfontainia 350
Desmodium 194
— motorium 190
Deutzia 155
— glabrata 155
— gracilis 155
— parviflora 155
Diamorpha 164
Diapensia 97
— lapponica **97**, 98, табл. **13**
Diarthron 142
Diascia 424
Diatenopteryx 260
— sorbifolia **261**
Dicella 283
Dichapetalum 141
— cymosum 142
— edula 142
— filicaule 142
— integripetalum 142
— madagascariense 142
— mombuttense 142
— toxicorum 142
Dichondra 388
— repens 387
Dichroa 155
Diclidanthera 285
Dicraeia 204
Dicranolepis grandiflora 145
Dictamnus 236
— albus 239, 240, табл. 34
Didymocarpus gracilipes **437**
— macrophylla **437**
Didymophysa fedtschenkoana **69**
Diervilla 376
Digitalis 423
— grandiflora 427
— purpurea 425
Dillenia 11
— alata **13**
— aurea 13
— excelsa 14
— indica 12, табл. 1
— montana 13
— pentagyna 11, 13
— reticulata 13
— suffruticosa 13
Dionaea 172
— muscipula **173**, табл. **24**
Dioncophyllum 19
Dionysia 110
— aretioides **111**
— bryoides 110
— diapensiifolia 110
Diospyros 101
— kaki **102**, табл. 15
— lotus 102
— virginiana 103
Dipelta 377
Diphelypaea 434
— coccinea **435**, табл. 59
Dipladenia 359
Diplocyatha ciliata 364
Diplolaena 241
— grandiflora 237, 238
Diplopterys 283
Diplusodon 206
Diplycosia 91
Dipsacus 384
— ferox 385
— fullonum 384
— sativus 384
Dipterocarpus 124
— retusus **126**
Dipteronia 262, 264
— sinensis **264**
Dipterygium 67
Dipteryx 200
Diptychocarpus strictus 72
Dirachma socotrana 278
Dirca palustris 145

Dischidia rafflesiana **363**
Disoxylum 23, 254
Dissiliaria baloghioides 138
Dissotis 214
Dobera glabra 317
Dodartia orientalis 421
Dodecatheon 110
— meadia 111, табл. 16
Dodonaea 260
— attenuata **260**
— filifolia 261
— pinifolia 261
— viscosa **260**, 261
Dolichandrone rheedii 430
Doliocarpus 12
Dombeya spectabilis 123
Donatia 460
Dorema 305
Doronicum 473
Doryalis 34
— abyssinica 35
— caffra 35
Douglasia 112
Dracocephalum ruyschiana табл. 55
Dracontomelon mangiferum 257
Dracophyllum 96
Drapetes 142
Dregea 365
Drimicarpus 256
Drosera 172
— filliformis var. tracyi табл. 24
— gigantea 173
— rotundifolia 172, табл. 24
Drosophyllum 172
— lusitanicum 173
Dryandra 340, 347
— arctotidis **344**
— hewardiana табл. 46
— nivea 345
Dryas 179
— octopetala 179, **180**, табл. 25
Dryobalanops 125
— aromatica 126, **127**
Drusa oppositifolia 303
Duabanga 209
— grandiflora 210
— moluccana 209
Dubouzetia campanulata **118**
Duchesnea indica 179
Durandea 270
— pentagyna **271**
Duranta 402
Durio 132
— zibethinus **130**, 132
Duroia saccifera 353, 354

## E

Ebenus 101
Ecballium 55
— elaterium 56
Echeveria 164
— peacockii **165**
Echidnopsis 363
— virchowii **362**
Echinocystis echinata 58
Echinophora 305
— spinosa **304**
Echinops 462, 475
Echium 394, 397
Edgeworthia 144
— papyrifera 144
— tomentosa 144
Edraianthus 447, 450
Edvardsia chrysophylla **196**
— microphylla 196
— tetraptera 196
Efulensia 36
Ehretia 395
— *tinifolia* **397**
Elaeagnus 338, 339
— angustifolia 338, табл. 44
— multiflora 339
Elaeocarpus 116
— apiculatus **117**
— chelonimorphus 117
— dentatus 116
— floribundus 116
— grandiflorus 116
— mastersii 116
— obtusus 116
— oppositifolius 116
— rumphii 116
Elatine 32
— alsinastrum **33**
— hexandra 32
— hydropiper **31**
— spathulata 31
— triandra 31
Elephantorrhiza elephantina **191**
Eleutherococcus senticosus 297, табл. 41
Elliotia 90
— racemosa 89
Ellipanthus 202
Elmera 160
Elvasia 19
Embelia polypodioides 106
Embothrium 346
Emmotum 310
Empetrium 95
— erythrocarpum 95
— nigrum 95
Enarthrocarpus arcuatus **69**
Endodesmia 28
Enkianthus 93
Entada africana 195
— scandens 194
Entandrophragma 253
Enterolobium ellipticum **195**
Epacris longiflora 96
Epifagus 434
Epigaea 92
— gaultherioides 93
Epilobium 227
— algidum 227
— alpinum 227
— angustifolium 225
— hirsutum 228
— parviflorum 227
— thermorphilum 227
Episcia 436
— cupreata табл. 60
Eranthemum wattii табл. 62
Erblichia 49
Eremocitrus glauca 245
Eremolaena 127
Eremolepis 327
Eremophila 443
— gibbifolia 443
— mitchelli 444
— oppositifolia 443
Eriandra 285
Erica 89
— arborea 88
— banksia var. purpurea табл. **14**
Erica cerinthoides табл. **14**
— tetralix 89, 91
Erigeron 470
— heteromorphus 465
Erinus 424
Eriobotrya 188
— japonica 185
Eriodictyon 394
Eriostemon 241
Erisma 284
— calcaratum 285
— japura 284, 285
Erismadelphus 284
Eritrichium 398
— nanum 398
— villosum 398
Ernestimeyera 356
Erodium 278, 280
— arborescens **279**
— hoefftianum табл. 38
Erophila 70
Eruca sativa 73
Erycibe 387
Eryngium 302, 306
— bupleuroides 306
— campestre 307
— eriophorum 303
— junceum 303
— maritimum **306**
— pseudojunceum 302, **303**
— sarcophyllum 306
Erysimum 74
Erythrina 192, 196
— indica 322
Erythrochiton 327
— brasiliense табл. 34
— hypophyllanthus 237, **238**
Erythropalum 318
Erythrospermum 34
Erythroxylum 275
— coca **275**
— novogranatense 275
Escallonia 154
— claussenii **154**
— rosea 154
— rubra 154
Eschweilera nana 234
Espeletia 464, 470
Eubrachion 327
Eucalyptus 217
— diversiocolor 222
— gigantea 219
— gillii табл. 32
— gummifera 220
— macrocarpa **218**
— niphophila 219
— regnans 219
— syderoxylon 222
Eucarya spicata 323
Euclea pseudoebenus **103**
Euclidium syriacum **69**
Eucryphia 152
— cordifolia 152, **153**
— glutinosa 152
Eugenia 221
— uniflora 221
Euonymus 313
— americanus **315**
Eupatorium 474
Euphorbia 136, 140
— commutata **140**
— corollata **140**
— intisy **141**

Euphorbia meloformis табл. 20
— pulcherrima 140
— rigida табл. 20
Euphoria longana 263
Euphrasia 421, 425, 427
— rostkoviana 423
Eurya 23
Euscaphis 258
— staphyleoides табл. 37
Euthemis 19
Evax 473
Evodia 240
Exocarpos bidwillii 318, 319
— cupressiformis 321, 323
Exochordia 177
Excoecaria agallocha 140
Exogonium 389

# F

Faba bona 198
Fagara 240
— davyi 237
— macrophylla 245
— pterota 245
Fagonia arabica 249
Fagraea 351
— auriculata 351
— fragrans 352
Falkia 388
Faramea 357
Farmeria 204
Fatshedera lizei 301
Fatsia japonica 301
Fauria crista-galli 370
Fedia 378
— cornucopiae 381
— eriocarpa 382
Feijoa sellowiana 221, табл. 32
Fendlera rupicola 154
Feronia limonia 245
Ferula 305
— assa-foetida 309
— gigantea 306
— *jaeschkeana* табл. 42
— oopoda 306
Filago 473
Filicium 262
Filipendula ulmaria 180
Firmiana 120
— malayana 121
— simplex 123, 124
Fitchia 470
— speciosa 464
Flacourtia 34
— indica 35
— rukam 35
Flindersia 245
Foeniculum vulgare 309
Foleyola billotii 68
Fontanesia 372
Forestiera 371
Forsellesia 15, 314
Forstera 459
Forsythia 371
— europaea 371
— × intermedia 374
— suspensa 372, 374
— viridissima 374
Fortunella 244
— japonica 244
— margarita 245
Fouquieria 79
— columnaris 79
— macdougalii 81
— ochoterenae 81
— splendens 80
Fragaria 179
— ananassa 182
— chiloensis 182
— vesca 180, 182
— virginiana 182
Frangula 335
Frankenia 75
— berteroana 76
— ericifolia 76
— grandifolia 77
— pomonensis 76
— portulacaefolia 75
— pulverulenta 76
Franklandia 341
— triaristata 345
Franklinia alatamaha 22, табл. 3
Frasera 367
Fraxinus 371
— americana 374
— chinensis 374
— excelsior 372, 373
— mandshurica 374
— ornus 372, 373, 374
— pennsylvanica 374
Fremontodendron 120
— californicum табл. 17
Freziera 23
Fuchsia 224
— corymbiflora 228
— magellanica 228, табл. 33
— neglecta 228
Fucus 204
Fumana 47
— procumbens 48
Fusispermum 41

# G

Gadellia 448
— *lactiflora* 449
Gaiadendron 324
Gaillardia 469
— aristata 470
— × hybrida 470
— pulchella 470
Galax 97
Galinsoga parviflora 469
Galium tricornutum 355
Garcinia 28
— cambogia 32
— dryobalanites 28
— hanburyi 31
— indica 31
— kola 32
— malaccensis 28
— mangostana 30, 31
— morella 31
Gardenia 354
— jasminoides 358
— tubifera 355
Garnieria 345
Garrya 294
— elliptica 295
Garuga 255
Gasteranthus delphinioides 437
Gastonia spectabilis 297
Gaudichaudia 283
Gaultheria 91, 93
— depressa 91
— hispidula 91
— procumbens 89
Gaura 227
— biennis 228
Gazania 472
Gelsemium 350
— sempervirens 353
Geniostoma 350
Genlisea 442
Gentiana 366
— acaulis 368
— algida табл. 51
— cruciata табл. 51
— septemfida табл. 51
— verna 367
Gentianella 367
Geocaulon 318, 319
Geococcus pussilus 68, 70
Geranium 277, 280
— aculeolatum 278
— arabicum 278
— palustre 278, 279
Gerbera 475
Gesneria acaulis 437
— cubensis 437
Geum 182
— rivale 180
Geunsia 401, 403
Gilia pinnata 392
— splendens 392
Ginalloa 327
Ginoria 206
Glaux 110
— maritima 112
Glechoma hederacea 405
Gleditsia 192
— caspia 196
— japonica табл. 27
Globularia 426
Gloeospermum 44
Glossostemon 120
Glossostigma 426
Gloxinia perennis 437, 440
*Glycine max 189, 197*
Glycyrrhiza 194
— glabra 200
— uralensis 200
Gmelina bracteata 401
Gnaphalium uliginosum 473
Godetia 228
Godoya 19
Goethea cauliflora 132
— coccinea 134
— makkoyana табл. 18
Gonocaryum 310
Gonopetalum 141
Gonystylis bancanus 143
Gordonia 21, 23
Gossypium 132
— arboreum 135
— barbadense 135
— herbaceum 133, 135
— hirsutum 135
Grammadenia 107
Grammosciadium pterocarpum 306
— scabridum 306
Gratiola 424
— officinalis 422
Gravesia mirabilis 214
Grevillea 340, 346
— robusta 346

Grewia 117, 118
Grias 234
Grielum 189
Griffonia simplicifolia **191**
Grossularia reclinata 169
Guaiacum officinale **249**
— sanctum 249
Guarea rhopalocarpa 254
Guazuma ulmifolia 123
Gueldenstaedtia monophylla табл. **27**
Guettardia 357
— speciosa 355
Guizotia abyssinica 468
Gundelia tournefortii 472, табл. **64**
Gunnera 175
— perpensa 175
— scabra 175
Gustavia 234
— superba **235**
Gymnocladus 192
Gymnosteris 391
— nudicaulis **391**
Gymnosurus 40
Gynandropsis gynandra 67
Gynotroches 231
— axillaris 232

# H

Haastia pulvinaris 465
Haberlea 439
Habropetalum 20
— dawei 20, 21
Hachettea austrocaledonica **332**
Haematoxylum campechianum **200**
Haenianthus 371
Hagenia abyssinica 179
Hakea 340, 346
— laurina табл. 46
— leucoptera 347
— saligna табл. 47
Halenia 366
Halesia 98
— carolina **100**
Halimium 47
Halleria 424
Halocnemum strobilaceum **251**
Haloragis 230
Hamelia 357
Hancornia speciosa 361
Haplophyllum 236
Hardwickia 191
Harrimanella 89
Hartia 23
Hauya 224
Hebe 425, 427
— cupressoides 421
Hebenstretia 426
Hedera 297
— colchica 298, табл. **41**
— helix 297
— taurica табл. 41
Hedysarum 196
— inundatum табл. 27
Helenium autumnale 446
Helianthemum 47
— kahiricum 48
— salicifolium 48
Helianthus 468
— annuus 462, **463**, 468
— tuberosus 468
Helichrysum 473
Helicia 340
— formosana **342**
Helietta 238
— parvifolia **239**
Heliophila 69
— glauca 68
— scandens 68
Heliotropium 396
— curassavicum **396**
— europaeum 396
— peruvianum 396
Helipterum 473
Helosciadium repens **302**, 307
Helosis guyanensis **331**
Helwingia 296
— czechuanensis 296
— japonica **296**
Hemandradenia 202
Hemipogon setaceus **362**
Henriquezia 354
Heracleum dulce 305, табл. 42
Heritiera 121
— fomes 123
— littoralis 120
— trifoliolata 123
Hermannia 120
— candicans табл. 17
Herrania 121
Hesperis 70
— pycnotricha табл. 10
Hesperolinon 270
Hesperomeles 183
Heterocarpus fernandezianus **72**
Heterocentron 215
Heteromorpha 302
— arborescens 306
Heteropterys laurifolia **282**
— umbellata 284, табл. 39
Heuchera 160
Hevea 137, 139
— benthamiana 139
— brasiliensis 139
Hibbertia 11
— hypericoides 14
Hibiscus 135
— cannabinus 135
— elatus 135
— hybridus 135
— rosa-sinensis 135
— subdariffa 135
— schizopetalus 135, табл. **18**
— syriacus **133**, 135
— tiliaceus **134**
— trionum 132
Hieracium 476
Hildebrandtia 386
— sepalosa **387**
Hillebrandia 63
Hillia parasitica 356
Hippocratea 314
Hippomane mancinella **140**
Hippophaë 338, 339
— rhamnoides 339
— salicifolia 339
— tibetana 340
Hippuris vulgaris 447, **448**
Hirtella myrmecophila 187
— triandra 188
Hodgsonia heteroclita 60, табл. 9
Hohenackeria exscapa 302, **303**
Hoheria populnea **134**
Hollrungia 36
Holmskioldia 401
Holmskioldia sanguinea **403**
Holodiscus 177
Holopyxidium 235
Homalium 34, 35
— foetidum 35
Homalodiscus ochradeni **74**, табл. 10
Hoodia 363
Hopea 125
Hoslundia 409
Hottonia 110
— inflata 112
— palustris **111**, 112
Hovenia dulcis **334**
Howellia aquatica **448**
Hoya 362
— carnosa **365**
Hudsonia 47
Huertea 259
Hugonia 270
— mystax **271**, 274
— obtusifolia 274
Hulthemia 179
Humbertia madagascariensis **387**
Humerianthera 311
Humiria 274
— balsamifera 274
— floribunda 274
Hura crepitans **136**
Huthia 391
Hybanthus 40
— calceolaria 45
Hydnocarpus 33—35
Hydnophytum 353
— formicarum **354**
Hydrangea 155
— arborescens 155
— hortensis **154**
— macrophylla **155**
— paniculata 155
— quercifolia табл. **21**
Hydrocera 280
Hydrocotyle 303
— vulgaris 303
Hydrolea 394
Hydrophyllum **393**
Hygrophila 446
Hymenanthera 40
Hymenocrater 408
Hymenopyramis **401**
Hymenosporum 158
Hyoscyamus 414
— niger 415
Hypelate 262
Hypericopsis 75
Hypericum 27, 28, **76**
— androsaemum 30
— elodes 29
— keniense 29
— mysorense табл. **3**
— perforatum 30
Hyptis 405, 410
— glasiovii 409
— membranacea **405**
— spicigera 410
— suaveolens 410
Hyssopus officinalis **411**

# I

Iberis 70
Idaeobatus 182
Idesia 35

Idesia polycarpa 34, 35, табл. 5
Ilex 311
— aquifolium 311, **312**
— colchica 311
— crenata 311
— hawainensis **312**
— hyrcana 311
— opaca **312**
— paraguariensis 313
— rugosa 311
Impatiens 280
— balsamina 281
— noli-tangere 280, табл. 38
— parviflora 280
Incarvillea 427
— sinensis 429
Indorouchera 271
Inocarpus edulis 194
Intsia 199
Inula 472
— helenium 472
— magnifica 473
Inversodicraea 204
— pellucida **203**
Ipomoea 388
— alba 386
— aquatica 389
— batatas 388
— coccinea 386
— longituba 388
— pes-caprae 387
— purga 389
— tricolor 386
— trifida 388
Isatis 72
— besseri 69
— boissieri 72
— ornithorhynchus 69
— tinctoria 74, табл. 10
Isomeris 67
Isopogon anethifolius 342
Isotoma 454
Itatiaia 215
Itea 153
— japonica табл. 22
Ixanthus viscosus **369**
Ixocactus 327
Ixonanthes 271
— papuana **271**
Ixora 356

## J

Jacaranda 427
Jacaratia 53
Jacobinia 446
Jacquinia 108
— aculeata **109**
— armillaris **109**
— pungens **110**
— seleriana **110**
Janusia 283
Jarilla 51
Jasione 447
Jasminum 371
— grandiflorum 374
— odoratissimum 374
— officinale 22, **374**, 375
— rex 375
— sambac 374
Jepsonia 162
Jodina rhombifolia 319, 322
Jollydora 202
— duparquetiana 202
Josephinia 431
— grandiflora **433**
*Juanulloa* 419
Juelia 331
Jurinea 474
Justicia 446
— americana 445
— carnea табл. 62
— heterocarpa 445, 446

## K

Kageneckia 177
Kalanchoë 163
— *blossfeldiana* 164, 165
— daigremontiana 164, 165
— pinnata 163, 164
— tubiflorum 164
Kaliosocarpus 23
Kallstroemia 247
Kalmia 92
— latifolia табл. 13
— polifolia табл. 12
Kalopanax septemlobus 297
Kandelia 231
Kayea stylosa 31
Kedrostis spinosa 60
Keramanthus 36
Kerria 179
Khaya 253
Kickxia 424
Kielmeyera 28
— coriacea 32
Kigelia pinnata 420, табл. 58
Kirengeshoma palmata 154, **155**
Kissenia 385
Knautia 384, 385
— arvensis 385
Knightia excelsa 345
Koeberlinia 66
Koelpinia linearis 467
Koelreuteria 259
— bipinnata 261
— paniculata табл. 37
Kohleria 438
— amabilis табл. 61
Kopsiopsis 434
Korthalsella japonica 327

## L

Labordia 351
*Laburnum anagyroides* 201
Lachnocephalus 403
Lachnoloma lehmanii 69
Lachnophyllum gossypium 464
Lactuca 476
— sativa 476
— serriola 466, 476
— tatarica 476
Lagenanthus princeps 366, **367**
Lagenaria siceraria 57
Lagenias 367
— pusillus **369**
Lagerstroemia 206
— *indica* 209
Lagetta 144
Lagochilus 406
Lagoecia cuminoides 304, 305
Lagonychium farctum 196
Laguncularia 222
Lafoensia 206
Lambertia 343
— *formosa* табл. 47
Lamium amplexicaule 407
Landolphia 359
Landsdorffia 332
Lansium 254
Lantana camara 403, 404
— lilacina 400
Larrea 248
— tridentata 249
Laserpitium hispidum 306
Lathrophytum 331
— peckolti **332**
Lathyrus aphaca 190
Laudonia 230
Laurenbergia 230
Laurentia 454
Laurocerasus 185
— officinalis 186
Lavandula 410
— angustifolia 410
— latifolia 410
Lavatera 132
— thuringiaca 135
Lavradia capillaris 19
Lawia 204
— zeylanica **203**
*Lawiella kiushiana* 203
Lawsonia inermis 208, 209
Leandra 214
Lechea 47
Lecocarpus pinnatifidus 467
Lecythis 234
— elliptica 235
— poiteau 234
— usittata 235
Ledum 88
Legousia 447, 451
Leibnitzia 475
Leitgebia guianensis 19
Lennoa madreporoides 399
Leonia 44
— occidentalis 43
Leontopodium alpinum 473
Leonurus cardiaca 411
Lepidium 71
— perfoliatum 68
— sativum 70
— vesicarium 71
Leptadenia pyrotechnica **362**
Leptarrhena 160
Leptolaena 127
Leptopus colchicus 137
*Leptospermum* 221
— laevigatum 221
— scoparium 217, табл. 32
Lepuropetalon 170
— spathulata **170**
Leschenaultia 462
Lesquerella fendleri 74
Leucadendron 340, 347
— argenteum 347
— conicum табл. 45
— discolor табл. 45
Leucaena leucocephala 199
Leucanthemum maximum 472
— vulgare 472
Leucocarpus 424
— perfoliatus 422
Leucosceptrum 405

Leucostomion 187
Leuzea carthamoides 475
Levenhookia 459
Levisticum officinale 309
*Licania* 188
Ligularia 473
Ligustrum 371
Lilaeopsis 303
— lineata **304**
Limnophila heterophylla 421
Limosella aquatica 421, **423**
Linaria 424
— alpina **425**
— vulgaris 422, 423, табл. 57
Lindackeria 35
Lindleya 177
Linnaea 375, 378
— borealis **376**
Linociera 371
Linostoma pauciflora 142
Linum 270
— angustifolium 273, 274
— arboreum 271
— *austriacum* 274
— catharticum 273
— czernjajevii табл. 38
— *grandiflorum* 272
— hypericifolium табл. 38
— perenne 272
— trigynum 273
— usitatissimum 272
Liparophyllum 370
Lippia repens 400
Lisaea 305
— heterocarpa 306
Lisianthus 366
— nigrescens 366
— russellianus 368
— saponarioides 369
Litchi 263
— chinensis 262, 263
Lithospermum officinale 396
Litophragma 160
Littorella lacustris 440
Lobelia 447
— arhboldiana 449, **450**
— cardinalis 457, 458, табл. 63
— darlingensis 455
— *dissecta* 455
— dortmanna 448
— erinus 459
— gloria-montis 456
— inflata 459
— lanuriensis 455
— leschenaultii табл. 63
— perpusilla 455
— sessilifolia 454
— splendens 457
— syphilitica 457
— urens 459
— zeylonica 459
Loewia tanaensis 36, 50
Logania 350
Loiseleuria 91, 92
— procumbens табл. 13
Lomatia 343
Lomatogonium 366
Lonicera 375
— arizonica 376
— caprifolium 376
— ciliosa 376
— edulis 377
— etrusca 377
Lonicera involucrata 376
— japonica 377
— korolkowii 377
— periclymenum 376, **377**
— *sempervirens* табл. 52
— tatarica 377
Lopezia 224, 226
— coronata 225, 226
— macrophylla 225
Lophira 19
— lanceolata 19
— procera 18, 19
Lophopetalum 314
Lophophytum 331
Loranthus 324
— europaeus 324, **325**
Lorostemon 28
Lotus 193
Louteridium donnell-smithii 445, **446**
Lovoa 253
Loxostigma 438
Ludwigia 224, 228
— leptocarpa 225
— palustris 228
— peploides 225
— perennis 225
— *repens* 228
— stenoraphe 225
Luehea divaricata 119
Luffa 58
— acutangula 58
— cylindrica 58
Lumnitzera 222
Lunaria 69
Lupinus 193
— arcticus 194
— luteus 199
Luxemburgia 19
Lycium 414
Lycopersicon esculentum 114, **417**
Lycopus 407
— exaltatus 405
Lyonothamnus 179
Lysiana exocarpi 326
Lisimachia 110
— nummularia 110, **111**
Lysionotus 438
Lythrum 206
— *salicaria* **207**, табл. 30

## M

Macadamia 346
— hildebrandii 346
— integrifolia 346
— ternifolia 344, 346
Macaranga 139
Macarisia 232
Macfadiena 427
— unguis-cati 429, табл. 58
Macleania 88
Macrocarpaea 366, 368
— glabra 369
Macropodium 69, 72
Macropteranthes 222
Macrosiphonia 359
Maddenia 185
Madhuca 105
— indica 105
— longifolia 105
— motleyana 105
Madia sativa 468
Maerua 67
Maesa 106
Magallana **281**
Maiorana 411
*Malacocarpus* 248
— crethmifolius **247**, 248
Malagasia 346
Malesherbia 51
— humilis 36
— taltalina 49
— *tenuifolia* 49
Mallophora 402
Mallotus 136
Malope malacoides **134**
Malpighia 283
— glabra 283
— punicifolia 283
Malus 175
— domestica 185
— sylvestris 176
Malva 132
— mauritiana 135
— moschata 135
— neglecta **133**, 135
— parviflora 134
— pusilla 134
— *sylvestris* 135
— verticullata 135
Malvastrum pedicularifolium **132**
— arboreus 134
Mammea 28
— americana 32
— odorata 29
Mandragora 417
— calescens 417
— tibetica 417
— turcomanica 417
Manettia inflata 355
Mangifera 256
— indica 256, 257
Manihot 137, 139
— esculenta 139
— glaziovii 139
Manilkara hexandra **105**
— zapota 104, 105
Mannagettaea 434
— ircutensis **435**
Manulea incinata 426
*Marathrum* utile **203**
Marcgravia 25
— picta 25
— rectiflora 25
Margyricarpus 179
Marianthus 157
Markea 419
— dressleri **419**
— ulei 419
Marlierea 217
Marquesia 125
Marsdenia condurango 365
Martynia 432
Mastixia 290, 293
— euonymoides 293
Mathurina 49
Matricaria 471
— matricarioides 471
— recutita 471
Matthiola 70
— incana 74
Maurandya 421
— *semperflorens* **422**
Megacarpaea gigantea 69
Medicago 193, 194, 199

Medicago sativa 199
Medinilla 214
— falcata 214
— javanensis 213
— magnifica 212
Medusagyne 26
— oppositifolia 26
Melaleuca 218
— hypericifolia табл. 32
— leucadendron 220
— quinquenervia 219
Melanium 44
Melanodendron 470
Melampyrum 423
Melastoma 215
— malabathricum 213, 216
Melia azedarach 253, табл. 35
Melicoccus bijugatus 263
Melicytus 44
Melilotus albus 199
Meliosma 269, 270
— alba 270
— rufopilosa 270
— veitchiorum 269, 270
Melissa officinalis 411
Melittis melissophyllum 411
Melochia corchorifolia 120
Melothria 60
Memecylanthus 375
Memecylon 214
— edule 216
Menodora 371
— integrifolia 372
Mentha 407, 411
— longifolia 405
— piperita 411
Mentzelia 385
— laevicaulis 387
Menyanthes 370
— trifoliata 370, табл. 51
Menziesia 92
Merciera 448
Mercurialis 139
— annua 139
— perennis 139
Merrillia caloxylon 242
Merrilliodendron 310
Mertensia 397
— primuloides табл. 54
Meryta sinclairii 300
Mespilus germanica 185
Mesua 28
— ferrea 30
Metrosideros 218
— umbellatus 216, 217
Meziella 230
Michauxia 447, 450
— laevigata 449
Miconia 214
Micropus 473
Microsteira curtisii 282
Mikania 465
Mimosa 194
— pudica 190
Mimulus 425
— cardinalis 426
Mimusops 105
— elengi 105
— schimperi 105
Misodendrum 323
— punctulatum 324
Mitella 161
— diphylla 160
Mitragyna 357
— stipulosa 353
Mitrasacme 350
Moltkia 397
Molucella 408, 409
— laevis 406
Momordica 54
— charantia 54, табл. 7, 8
Monanthes 164
Monarda 407
Moneses uniflora 94
Monnina 285
Monochilus 402
Monophyllea 438
— singularis 437
— wildeana 438
Monoporus 107
Monotes 125
— africana 127
Monotropa 95
— hypopithys 94
— uniflora 95
Monotropsis odorata 95
Monsonia 278
Montrouziera 28
Mora excelsa 190
— oleifera 194
Morina kokanica 382
Morinda 354
— citrifolia 355
Moronobea 28
Mostuea 352
Mouriri 213
— pusa 213
— trinciflora 214
Moutabea 285
Mucuna altissima 195
Muellera moniliformis 195
Mulgedium 476
— tataricum 476
Muntingia calabura 116, 118
Muraltia 285
Muricaria prostrata 69
Mussaenda 354
— erythrophylla 357
Mutisia 463, 465, 475
— acuminata 465
— pulchella 465
Myagrum perfoliatum 69
Myodocarpus 301
Myoporum 443
— humile 444
— laetum 443
— platycarpum 443
— salsoloides 443
— sandwicense 443
Myosotis 398
— alpestris 398
— palustris табл. 54
Myricaria 77
— bracteata 79
— germanica 78
— rosea 78
Myriophyllum 230
— spicatum 230
Myrmecodia 353
— echinata 354
— tuberosa 355
Myroxylon balsamum var. pereirae 197
Myrrhidendron 302
Myrrhis odorata 306, 309
Myrsine africana 106
Myrtus communis 216, 217
Mystropetalon 331
— thomii 322

## N

Nanodea 318
Napaea dioica 134
Napoleona 234
— cuspidata 234
Nardostachys 380
— jatamansi 379, 381
Nasturtium officinale 73
Nauclea 357
— diderrichii 358
Navarretia 391
Neillia 177
Nemacladus rubescens 454
Nemesia 423
Nemopanthus 311
— mucronatus 312
Nemophila menziesii 393
Neogleasonia wurdackii 27
Neomezia 108
Neosparton ephedroides 400, 401
Neowormia 11
Nepenthes 204
— hybrida табл. 29
— neocaledonica табл. 30
Nepeta 407
Nephelium 263
— lappaceum 263
— longana 263
Nephrophyllidium crista-galli 370
Nephrophyllum 387
Neptunia 192
— oleracea 197
— plena 192
Nerium oleander 359
Nertera 355
Nesaea 206
Nettoa 117
Neuburgia 352
Neurada 188
— procumbens 188, 189
Neuradopsis 189
Neviusia 179
Nicandra 414
— physaloides 414, 415
Nicodamia 421
Nicotiana 419
— rustica 419
— tabacum 419
Niederleinia 75
— juniperoides 77
Niedzwedzkia 427
Nirarathamnos asarifolius 303, 306, табл. 42
Nitraria 250
— billardieri 251
— retusa 251
— schoberi 250, 251
— senegalis 251
— sphaerocarpa 251
— tangutorum 250
Noisettia longifolia 45
Nolana 414
Norantea 26
— peduncularis 25
Norrisia 352
Notonerium 359
Notothixos 327

Nuytsia 325
— floribunda 324
Nymania capensis 254
Nympoides 370
Nyssa 288
— aquatica 288
— biflora 288
— javanica 289
— sinensis 288
— sylvatica 288

## O

Ochna 18
— andravinensis **20**
— atropurpurea табл. **2**, **12**
— multiflora 18
Ochradenus baccatus 74
Ochroma 129
— pyramidale 129, **130**
Ocimum 407, 410
— basilicum 410
— gratissimum 410
— sanctum 410
Octomeles 61
Octolepis 144
Odontites 422
Oemleria 185
Oenanthe 305
Oenothera 225
— biennis 226
— lamarkiana 227
— missouriensis **226**
Olax 318
— imbricata **319**
— viridis 318
Oldfieldia africana 138
Olea 371
— capensis 374
— chrysophylla 373
— europaea 372, табл. 51
— europaea var. sylvestris **373**
Olearia 470
Oligomeris 74
Omphalodes scorpioides 394
Omphalopus fallax **213**
Oncoba 34
— spinosa **34**
Oncostemum filicinum 107
Onobrychis sativa 199
Onopordum 474
Onosma 396
— dichroantha табл. 54
Oparanthus 470
Ophelia 367
Ophiocaryon 270
Opilia celtidifolia **319**
Oplonia armata 444
— nannophylla 444
Oplopanax 298
— elatus 297, табл. 41
— horridus 297
Oreopanax 297
Oreostylidium 459
Origanum 411
— majorana 411
— vulgare 411
Orlaya 305
Ormosia 196
Ornithocarpa 69
Orobanche 433, 435
— aegyptiaca 435
Orobanche crenata 436
— cumana 433, 435
— hederae 298, 434
— kotschyi табл. 59
— minor 436
— mutelii 436
— ramosa 434, 435
— uniflora 434, **435**
Orphanidesia 93
Orthilia 94
Osbornia octodonta 217
Osmanthus 371
— fragrans 22, 374
Osteomeles 183
Ostrowskia 447
Osyris 321
— alba 321
— tenuifolia 323
Otostegia 409
Ouratea 18
Owenia 254
Oxalis 275
— acetosella 275, **276**
— pes-caprae **276**, 277
— tuberosa 277
Oxycoccus 88, 89
— palustris 93, 114
Oxydendrum 88
— arboreum 89
Oxytropis 196
— czerepanovii табл. 27

## P

Pachira aquatica 130, табл. **19**
— insignis табл. 18
Pachycentria 215
Pachynema 13
Pachypodium lealii 359
Pachyptera 428
— hymenaea 429
Pachyrhizus erosus 198
— tuberosus 198
Padus 185
— avium 186
— serotina 187
Paederia 357
Paeonia 16
— anomala 16, **17**
— hybrida 16
— lactoflora 17, табл. 2
— macrophylla 16, 17
— mascula **17**
— obovata табл. **2**
— officinalis 18
— suffruticosa **17**, 18
— tenuifolia 16, **17**, табл. 2
Pakaraimaea dipterocarpaea 123, **126**
Palaquium 316
— gutta 104
— obovatum 104
Palicourea 356
Paliurus spina-christi **334**, 335
Paloue 190
Pamphilia 98
Panax ginseng 297, **301**, табл. 41
Pancheria 152
Pangium edula 33, 35
Paragrewia 119
Paramignya angulata 240
Parapiquetia 23
Paraqueiba 311
Parashorea 125
Parastemon 187
Paratecoma peroba 431
Parinari 187
— capensis 187
— caratellifilia 188
— excelsa **188**
— insularis 188
Parishella 448, 453
— californica 454
Parkia 192, 196
Parlieria angustifolia 250
Parmentiera cerifera 429
— edulis 431
Parnassia 170
— alpicola **170**
— kotzebuei 170
— palustris **170**
Paropsia 37
Parthenium argentatum 468
Parthenocissus 336
— himalayana 336
— tricuspidata **337**
Passerina 143
Passiflora 35
— caerulea 39, табл. **5**
— edulis 39
— elegans 36
— foetida 37
— holosericea 39
— incarnata 39
— laurifolia 39
— ligularis 39
— mexicana 39
— minima 39
— quadrangularis 39
— sicyoides 38
Pastinaca sativa 309
Patrinia 378
— monandra 380
— sibirica **381**
Paullinia 260, 262
— cupana 262
— pinnata 262
Paulownia 427
— tomentosa 431
Pavetta 354
Pavia 268
Pavonia 134
— communis **134**
— hastata 134
— kotshyi 134
— multiflora 134
Payena locrii 105
Pectis aquatica 465
Pedalium 231
— murex 433
Pedicularis 424
— armata 425
— capitata табл. 57
— incarnata **425**
Pedilanthus 137
Peganum harmala 247
Pelargonium 277, 280
— fulgidum 278
— graveolens 280
— inquinans 280
— peltatum 280
— × roseum 280
— spinosum 278
— zonale 280
Pelea 242
Pellacalyx lobbii **231**

Pelletiera 110
Pelliciera 23
Peltiphyllum 160
— peltatum **159**
Pemphis 207
— acidula 208, 209
Penstemon 424
— serrulatus табл. 57
Pentacme siamensis 125
Pentadesma 28
— butyracea 31
Pentalaena 127
Pentamerista 24
— neotropica 24
Pentaphragma 458
Penthorum sedoides **160**
Peplis 206
— portula 209
Peracarpa 448
Pericopsis elata 199
Perilla 411
— frutescens 411
— frutescens var. crispa **411**
Periomphale 375
Periploca 362
— ephedroides 362
— graeca 365
Pernettya 91
— macrostigma **91**
Perrierodendron 127
Persica 185
— vulgaris 186
Persoonia acerosa 342
Petagnia saniculifolia **304**
Petalidium setosum 446
Petasites 467, 473
— japonicus 463
Petrea 400
Petrobium 470
Petromarula 450
Petrophila fucifolia 343
Petroselium crispum 308
Petunia hybrida 419
Peucedanum 306
— alsaticum 307
Phacelia tanacetifolia **393**
Phacellanthus 435
— tubiflorus 434, **435**
Phacellaria fargesii 319
Phaleria 142
Phaseolus 197
— aboriginus 197
— acutifolius 197
— vulgaris 197
Phebalium 241
Phelline 313
Phellodendron 238
— amurense 239, 240
— chinense табл. 34
Philadelphus 155
— caucasicus 155, табл. 21
— coronarius 154
— schrenkii 155
— tenuifolia 155
Phillyrea 372
— latifolia табл. 51
Phlomis 406
Phlox 391
— bryoides **391**
— divaricata табл. 53
— drummondii 392
— longiflora **391**
— paniculata 392
Phlox subulata 393
Phoenix dactylifera 103
Pholidia longifolia **444**
— oppositifolia **444**
Pholisma arenarium **399**
— depressum 399
Phoradendron 327
— libocedri 328
Photinia 183
Phrygilanthus 324
— acutifolius 324
— aphyllus 325
Phryma leptostachya **400**
Phuopsis stylosa 355
Phylica pybescens 333
Phyllachne 459
Phyllanthera bifida **361**
Phyllanthus 138
— acidus 138
— emblica 138
— fluitans 136, 138
Phyllarthron madagascariense **428**
Phyllocharis 447
— subcordata **450**
Phyllodoce 92
— caerulea табл. 13
Phyllonoma 153
— laticuspis **154**
Physalis 415
— alkekengi **415**
— peruviana 415
Physocalymma 209
Physocarpus 177
Physostigma venenosum 200
Phyteuma 447, 453
— hedraianthifolium **449**
Phytocrene macrophylla 309, **311**
Picrasma excelsa 246
Pieris 88
— floribunda 89
— formosa табл. 13
Pilosperma 30
Pimelea 142
Pimenta dioica 222
— officinalis 222
Pimpinella 306
Pinguicula 441
— lignicola 442
— villosa 442
— vulgaris 442, **443**
Piriqueta 49
Pistacia 257
— mutica табл. 35
— vera 257
Pisum sativum 197
Pithecellobium auremotemo 195
— polycephalum **192**
Pithecoctenium phaseoloides 427
Pittosporum 157
— cauliflorum 157
— crassifolium табл. 21
— hosmeri 157
— ledermanii 157
— ramiflorum 157
— tobira 154, 158
Placospermum 346
Plagianthus 133
— betulinus 134
Planchonella 103
Plantago 440
— ovata 440
— lagopus 440
— lanceolata 440
Plantago lusitanica 440
— mauritanica 440, **441**
— coronopus 440
— psyllium 440
Platea 311
Platonia 28
— *insignis* 28, 31
Platycarpum 357
Platycodon 448
— grandiflorus **449**
Platylophus 151
Plectranthus 407, 410
Plectritis 380
Pleiocarpa mutica **359**
Pleurophora 206
Pleurospermum uralense табл. **42**
Pleurostylia opposita 316
Plinia 217
Plocospermum 351
Ploiarium 27
Plumeria alba табл. 49
Podalyria 190
Podostemon 203
— ceratophyllum 203
— dimorphum 204
Poga oleosa 233
Poggea alata 34
Pogonanthera reflexa **213**
Pogonopus 354
Pogostemon cablin 411
Polanisia 66
Polemonium 391
— caeruleum 393
— confertum 392
Poliothyrsis 35
Polygala 285
— abyssinica 286
— anatolica табл. 39
— butyracea 287
— chamaebuxus **285**, 286
— chinensis 286
— comosa 286
— lutea **285**, 286
— persicariaefolia 286
— senega 287
— triphylla 286
Polylepis 179
Polymnia sonchifolia 468
Polyosma 154
Polypompholyx 443
Polyporandra 310
— scandens **310**
Polyscias 297
— fruticosa 301
Polyspora 23
Polystemonanthus dinklagei 195
Pomaderris 335
Pomatosace 112
Poncirus trifoliata 238, 239, 245
Populus 81
— afghanica 84
— alba 82, 83
— balsamifera 84
— ciliata 82
— deltoides 84
— euphratica 83
— heterophylla 84
— ilicifolia 83
— koreana 84
— laurifolia 84
— maximowiczii 84
— nigra 82, 84
— pruinosa 83

Populus simonii 84
— suaveolens 84
— talassica 84
— tremula 82
Porlieria hygrometrica 247
Portheranthus trifoliata 177
Portlandia 358
Poskea 427
Posoqueria latifolia 355
Potalia 353
Potaninia 179
Potentilla 179
— anserina 179
— erecta 182
Poupartia fordii табл. 35
Pouteria 104
— sapota 105
Prangos 305
— odontalgica **306**
Prasium 410
Pratia 458
Premna 402
Preslia 406
Primula 110
— auricula 115
— denticulata **115**
— elatior 113
— farinosa 112, 113, табл. 16
— imperialis 112
— japonica 110, **111**
— malacoides 115
— obconica 115
— scotica 114
— sieboldii табл. 16
— sinensis 115
— veris **111**, **113**
— vulgaris 114
Pringlea antiscorbutica 68, 71
Princepia 185
Prismatocarpus 448
Proserpinaca 230
Prosopis 196, 199
— tamarugo 201
Protea 340, 347
— cynaroides 347
— eximia табл. 45
— lacticolor табл. 45
— macrocephala 344
— neriifolia 347
— repens 345
Protium 255
Prunella 408
Prunus 185
— amygdalus 186
— armeniaca 186
— avium 186
— divaricata 186
— domestica 186
— — subsp. domestica 186
— — subsp. insititia 186
— — subsp. italica 186
— — subsp. syriaca 186
— fruticosa 186
— padus 186
— persica 186
— serotina 187
— spinosa **176**, 186
Pseudellipanthus 202
— peltatus 201
Pseudobetckea 378
— caucasica 381
Pseudobotrys 309
— cauliflora **310**
Pseudocallitriche 412
Pseudonemacladus 454
Pseudopanax ferox 300
Pseudoscolopia 40
Psidium 221
— guajava 221
Psiloxylon 218
Psittacanthus 318, 325
Psoralea 196
Psorospermum 28
Psychotria 354
— ipecacuanha 358
Ptelea 238
— trifoliata **239**
Pteleopsis 223
Pterocarpus 199
— erinaceus 195
— soyauxii **199**
Pterocephalus 384
Pterocladon sprucei **215**
Pterodiscus 431
— speciosus **433**
Pterospermum 121
Pterospora 95
Pterostyrax 98
— hispida табл. 15
Pterygota 121
— alata 123
*Pugionium cornutum* 69
Pulmonaria 398
— mollissima 398, табл. 54
Pungentes 400
Punica 210
— granatum 210, **211**, табл. 30
— protopunica 210, табл. 30
Pygeum 185
Pyracantha 185
Pyramidoptera cagulica **306**
Pyrenacantha malvifolia 309, **310**
Pyrenaria 23
Pyrethrum 471
Pyrola 94
— aphylla 94
— media **94**
— rotundifolia 94
Pyrularia edulis **323**
Pyrus 176
— communis 185
— granulosa 184
Pyxidanthera **97**

# Q

Qualea 284
— multiflora **284**
— retusa **284**
Quassia 245
— amara 246
— cedron 246
Quebracho colorado 259
Quillaja 177
— saponaria **178**
Quinchamalium 319
— majus 321
Quisqualis indica **223**, табл. 33

# R

Radiola linoides 271
Ramonda 436, 439
— myconi 439, табл. 60
Ramonda nathaliae **439**
Randia 354
Randonia 74
— africana 75
Raoulia eximia 465
Rapanea 106
— melanophloeos **107**
— umbellulata 107
Raphanus sativus 73
Raphiolepis 184
Rauvolfia 359
— cardiocarpa **359**
— serpentina **361**
Ravenia 241
Reaumuria 77
— alternifolia **78**
Rechsteineria 438
— cardinalis 439, табл. 61
— leucotricha табл. 61
Reinwardtia 270
Remijia physophora **353**
Rengeria comans **28**, **29**
Rengifa 29
Reseda 74
— alba 75
— luteola 75
— odorata 75
Rhamnus 334
— alaternus 335
— crocea 335
— globosa 335
— sintenisii табл. 43
— utilis 335
Rheedia 28, 31
— macrophylla 28
Rheitinodendron 473
Rhexia 211
— virginica **212**, **215**
Rhigiophyllum 449
Rhigozum 427
Rhinanthus 423
Rhizophora 23, 231
— mangle **233**, табл. 33
— mucronata 232
Rhodocalyx 359
Rhodochiton atrosanguineus 421
Rhododendron 88
— arboreum 88, 92
— camelliiflorum 88
— caucasicum 92
— delavayi табл. 13
— dendricola 88
— fauriei 92
— ferrugineum 91
— luteum 92
— nuttallii 92
— ponticum 92
— schlippenbachii 92
— smirnowii 92
— ungernii 92
— vaccinioides 88
Rhodolaena 127
Rhodomyrtus 219, 221
— tomentosa 221
Rhodothamnus 92
Rhodothypos 179
Rhoicissus capensis 337
Rhus 257
— chinensis табл. 35
— coriaria 258
— succedanea табл. 35
Rhytidophyllum 437
— tomentosum **439**

Ribes 169
— alpinum 169
— aureum 169
— nigrum 169
— rubrum 169
— sanguineum 169
— speciosum 169
— uva-crispa 169
Ricinus communis 139
Riesenbachia 224
Rinorea 40
— cuspa 45
— physiphora 42, 45
Robinia pseudacacia 200
Robinsonia 473
Rochelia 395
Rodgersia 160
Roëlla 449
Rollandia 456
Romanzoffia 394
Rondeletia 356
Roridula 155, 159
— dentata 155, **156**
— gorgonias 155
Rosa 169, 179
— canina **180**
— centifolia 183
— damanscena 183
— gallica 183
— rugosa 182
Rosenbergia 392
Rosmarinus 410
— officinalis **404**, табл. **55**
Rosularia 166
Rotala 206
Rothmannia 355
Rourea mimosoides 201
*Rubia 358*
— florida табл. 48
— tinctorum 358
Rubus 50, 179
— arcticus 182, табл. 25
— chamaemorus 181
— idaeus 182
— melanolasius 182
— saxatilis 179
— ursinus var. loganobaccus **180**
Rudbeckia laciniata 469
Ruellia 446
— graecizans **445**, табл. 62
Ruta 236
— graveolens **238**, **239**, 240
Ruyschia 26

# S

Sabbatia 366
Sabia 269
— japonica 269
— schumanniana 269
Saccocalyx satureioides 409
Sacoglottis 274
— amazonica **271**, 274
Saintpaulia 436, 439
— ionantha 439
Salazaria 405, 412
Salix 81, 85
— acutifolia 85
— alba 82, 85
— babylonica 85
— berberifolia 85
— caprea 82, 85
Salix cinerea 85
— fragilis 85
— glauca 85
— herbacea 85
— kitaibeliana табл. **11**
— pentandra 82, 85
— polaris 85
— reticulata 85
— rosmarinifolia **82**
— songarica 85
— triandra 85
— viminalis 428
Salomonia 285
Salpiglossis sinuata 420
Salvadora 317
— persica **316**, 317
Salvertia 284
Salvia 405
— divinorum 411
— nemorosa 409
— nutans 409
— officinalis 411
— oppositiflora **411**
— scabiosifolia 406
— splendens 406
Samanea saman 189, **201**
Sambucus 375
— canadensis 377
— edulus 377
— nigra 377
— racemosa 377
Samolus 112
Sanango 420
Sanchezia 446
Sanguisorba 180
— hybrida 181
— minor 181
— *officinalis* 181
Sanicula 303
Santalum 311, 319
— album 322, 323
— fernandezianum **320**, **322**
— yasi 323
Santitia 255
Sapindus 259
— mukorossi 263, табл. **37**
— saponaria 261, 265
— trifoliatus 322
Sapium sebiferum 140
Saraca indica 192
Sarcocaulon 278
— rigidum 279
Sarcodes 95
Sarcolaena 127
Sarcomphalus 333
Sarcophyte 332
— sanguinea **332**
Sarcopoterium spinosum 179
Sarcosperma 103
Sarcostemma 362
— acidum **362**
Sarcostigma kleinii 311
Satureja 411
— hortensis 411
— montana 411
Saurauia 86
— squamifructa **87**
Saussurea involucrata **474**
Saxifraga 160
— aizoides 161
— androsacea 161
— bryoides 162
— cernua 159
Saxifraga cymbalaria 162
— dinnikii **159**
— flagellaris 162
— foliolosa 162
— hirculus 161
— luteoviridis **159**
— moschata 162
— nivalis 162
— oppositifolia **161**, табл. **22**
— paniculata 161
— rivularis 162
— stellaris 162
— stolonifera **160**, 162
Scabiosa 384, 385
— caucasica табл. 53
— songarica **382**
Scaevola 461
— *plumierii* 461
— taccada **461**
Scalesia pedunculata 464
Scandix 308
— pecten-veneris **306**
Scaphium 121
*Schefflera* 297
— polypyrena **300**
— scortechinii табл. 41
Schellenbergia sterculiifolia 202
Schima 23
— superba 23
— wallichii 21, 23
Schinopsis lorentzii 258
Schizanthus 419
— pinnatus **420**
Schizocodon 97
Schizolaena 127
— cauliflora 127
— viscosa **128**
Schizomeria 152
Schizopepon bryoniifolius **59**
Schizophragma 155
Schlechterina 36
— mitostemmatoides 36
Schoenolaena 305
Schoutenia 125
Schrebera 371
Schrenkia leptocarpa 195
Schumacheria castaneifolia **12**
Schuurmansia 19
Sclerolepis uniflora 465
Scolopia 40
— macrophylla 35
Scopolia 414
— carniolica 414
— lurida 415
— tangutica 415
Scorpiurus 194
Scorzonera 463, 475
— hispanica 475
— tau-saghyz 476
Scrophularia 424
— aquatica **425**
Scutellaria 405, 412
— altissima **405**
— ventenatii табл. 55
Scyphiphora hydrophylacea 355
Sebaea 367
Secamone 364
Sechium edula 59
Securidaca 285
— longipedunculata 287
— sellowiana **286**
Securinega suffruticosa 137
Sedum 163

Sedum acre 163
— populifolium **164**
— rosea 166, табл. 23
Selago 426
— corymbosa 425
Semibegoniella 63
Sempervivum 41, 165
— caucasicum табл. 23
— funkii **164**
— soboliferum 165
— tectorum 166
— transcaucasicum табл. **23**
Senecio 464, 473
— resedifolius табл. 64
Serjania 262
— erecta 262
Serratula 475
Sesamum 431
— indicum 432, **433**
— radiatum 432
Seseli 306
— tortuosum 307
Shepherdia 338, **340**
— canadensis 341
Shorea albida 124
Shortia 97
— galaxifolia **97**
Sibbaldia 182
Sibiraea 178
Sicyos angulatus 59
Sida rhombifolia **135**
Sideritis taurica 406
Sideroxylon 105
Sieversia 182
— pusilla табл. 25
Silphium laciniatum **466**
Silvianthus 375
*Silybum marianum* **476**
Simarouba 246
— officinalis **246**
Simira 356
Sinapidendron 68
Sinapis alba 73
— arvensis 70
Sindora 196
Sinningia 438, 439
— eumorpha табл. **61**
— speciosa 439
Sinopyrenaria 23
Siphocampylus 457
— mirabilis 455
— reticulatus 457
Siphocodon 448
Sisymbrium 70
Sium 305
Skimmia 240
Sladenia 23
Sloanea nymanii 116
Smyrniopsis aucheri **306**
Smythea 333
Solandra grandiflora **418**
Solanum 416
— andigena 416
— dulcamara 114, 416
— mammosum **415**
— melongena 415, **416**
— nigrum 416
— quitoence 417
— tuberosum 416
Soldanella 110
— minima **111**
— montana табл. 16
Solidago 470
Sonchus arvensis **476**
Sonneratia 209
— alba 210
— apetala 210
— caseolaris 209
— griffithii **209**
Sophora 194
Sorbaria 177
Sorbaronia 184
Sorbocotoneaster 184
Sorbopyrus 184
Sorbus 183
— aucuparia 184
— kamtschatcensis табл. **25**
Souroubea 26
Souvagesia etecta 19
Soyauxia 36
Spananthe 303
Sparmannia 117, 118
Spartium 66
Spathelia excelsa 240
Spathodea campanulata **429**
Sphenoclea 447, 454
— zeylanica 455
Sphenotoma 97
Spigelia 353
— anthelmia 352
Spilanthes oleracea 468
Spiraea 177
— decumbens **176**, 178
— media 178
— salicifolia 178
Spiraeanthemum 152
Spiraeanthus schrenkianus **178**
Spirorhyncus sabulosus **72**
Spondias 257
Spyridium 335
Sredinskya 110
Stachys 411
— affinis 411
— cretica 406
Stachytarpheta 402
Stachyurus 40
— himalaicus 40
— macrocarpa 40
— praecox **41**
Stanleya 72
Stapelia 363
— variegata табл. **50**
Staphylea 259
— colchica **259**
— elegans 259
— emodi 259
— mexicana 259
— pinnata 259
— trifolia **259**
Stathmostelma 364
Stemonurus 310
Stenandrium 446
Stenogyne 405
Stenopetalon 73
Stenopetalum 70
Sterculia 120
— nobilis табл. **17**
— urens 123
Stewartia monadelpha табл. **3**
Stigmaphyllon 283
— martianum **282**
Stilbe 403
Stilbocarpa 298
Stracheya tibetica **196**
Stranvaesia 183
Strephonema 223
Streptocarpus 436
— cooperi 438
— solenanthus **437**
Streptopetalum 50
Strophanthus 361
— gratus 361
— hispidus **360**, табл. 49
Struthanthus orbicularis 325
Strychnos 350
— ignatii 351, 352
— innocua 352
— nux-vomica 322, **351**, 352
— potatorum 353
— spinosa 352
— toxifera 353
Stylidium laricifolium 459
Styphelia viridis **96**
Styphnolobium japonicum 200
Styrax 98
— benzoin 99
— californicus 98
— japonicus **99**, **100**, табл. 15
— obassia 99
— officinalis 98, **100**
— sumatranus 99
— tonkinensis 99
Subularia aquatica 71
Succisa 384
Succisella 384
Suksdorfia 160
Suriana 245
— maritima 246
Swietenia 253, 254
— mahagoni 102, 254
Swertia 366
— kingii, 366, **368**
— tibetica 366
Symbegonia 63
Symbolanthus 366, 368
Symphonia 28
— globulifera **28**, 29, **31**
— macrophylla 32
Symphoricarpos albus **377**
Symphyandra 452
Symphyonema 344
Symphytum 395, 397
— asperum 397
— officinale **397**
— peregrinum 397
Sympieza 89
Symplocos 100
— cerasa 101
— fasciculata 101
— lucida 101
— paniculata **100**
— racemosa 101
— tinctoria 101
— variabilis **100**
Syringa 371
— vulgaris 374
Syzygium 217, 221
— aromaticum 221
— jambosa 221
— malaccense 221
— paniculatum табл. **32**
Szovitsia callicarpa **306**

## T

Tabebuia 428
Tabernaemontana 359
— aurantiaca 361

Tachiadenus carinatus **367**
Tagetes 470
— erecta 470
— patula 470
— tenuifolia 470
Tamarindus indica **198**
Tamarix 77, 251
— aphylla 78, 79
— aucheriana 78
— gallica 79
— macrocarpa 78
— mannifera 79
— ramosissima 79
Tanacetum 471
— cinerariifolium 471
— coccineum 471
— roseum 471
— vulgare 471
Tanaecium 428, 429
— praelongum **429**
Tanakea 159
— radicans **160**
Tapeinosperma pachycaulum 106
Tapiscia 259
Tapura 141
Taraxacum 466, 476
— hybernum 476
— kok-saghyz 476
— officinale 476
Tauscheria lasiocarpa **69**
Tecoma stans 431
Tectona grandis 400, **401**
Telfairia 54
— occidentalis 54
— pedata 54
Telopea 341, 346
— speciosissima 346
Tepualia 219
Terminalia 222
— bellirica 224
— catappa 222
— chebula 224
— kaernbachii 224
— superba 223, 224
— tomentosa 224
Ternstroemia 23
— gymnanthera табл. **3**
Tessarandra 371
Tetracera 11
— boiviniana **12**
— madagascariensis 13
— oblongata **12**
— scandens 13
Tetrachondra 408
Tetracme pamirica 69
— recurvata **69**
Tetracmidion bucharicum **69**
— glochidiatum 69
Tetragastris 255
Tetrameles 61
— nudiflora **62**
Tetramerista 24
— glabra **24**
Tetranema roseum табл. 57
Tetrapanax papyriferus 301
Tetraplasandra gymnocarpa 300, **301**
Tetrapterys citrifolia 282
Teucrium 407
— marum **405**
Thea 21, 22
— assamica 21
— sinensis 21
— — var. assamica 21
Thenardia floribunda 360
Theobroma 121
— cacao 121, **122**, табл. **17**
Theophrasta 108
— jussieui **109**
Thermopsis 196
— alpina 196
— inflata 196
Thesium 318, 319
— alpinum 321
— divaricatum **322**
— humile 319
— intermedium 320
— montanum 321
Thespesia populnea 134
Thibaudia 89
Thilachium 67
Thiloa 223
Thinouia 260
— scandens **261**
Thlandiantha 54
— dubia 55
Thlaspi 70
— alpina 70
— arvense 70
— montana 70
Thonningia 331
Thryallis 283
Thunbergia 444
— affinis 445
— alata табл. 62
— erecta 446
— grandiflora 445
Thymelaea passerina **142**
Thymus 407, 409, 411
— serpyllum **405**
— vulgaris 411
Thysanocarpus curvipes **69**
Tiarella 161
— wherryi **160**
Tibouchina 212
— grossa 216
— semidecandra **212**
Tienmuia 434
Tilia 117, 394
— amurensis 119
— caucasica f. euchlora 119
— cordata 119
— europaea 119
— mofungensis 119
— platyphyllos 119
— sibirica 119
— tuan 119
Tinnea 409
Tirpitzia 270
— sinensis **272**
Tococa guianensis 215
Toddalia asiatica **237**
Tolmiea 160
Torenia fournieri 424
Torilis 307
Tournefortia 396
Tourretia 429
Tovomita 29
Toxicodendron verniciflua 258
Tozzia 422
Trachelospermum jasminoides табл. 49
Trachomitum 359
Trachylobium verrucosum 200
Trachyspermum ammi 309
Tragopogon porrifolius 476
Trapa 228
Trapa natans 229
Trapella 426
Trematocarpus 456
— macrostachys 456
Trematolobelia 456
Trevesia 298
Triadenum 27
Trianea 418
Tribeles australis 153
Tribulus 250
— cistoides 248
— terrestris **247**
Trichanthera 444
Trichilia 254
Trichocaulon 363
Trichosanthes 59
— anguina 60
Trichospermum javanicum **119**
Tricomaria 283
Trientalis 110
— europaea 112
Trifolium 198
— alexandrium 190, 199
— incarnatum 192
— pratense 199
— subterraneum 199
Trinia 305
Triodanis 451
Triolena scorpioides 213
Triosteum perfoliatum 377
Triphyophyllum 19
— peltatum **20**
Tripterospermum 369
Tristania 218
Tristellateia pubescens **282**
Tristicha 203
— hypnoides **203**
Triumfetta 117
— procumbens 118
— rhomboidea 119
— semitriloba 118
— subpalmata 118
Tropaeolum 281
— azureum 281
— leptophyllum 281
— majus 281
— minus 281
— pentaphyllum 281
— tuberosum 281
— violaeflorum 281
Tryphostemma 36
Tuberaria 47
Tuberarium 416
Tupidanthus 298
— calyptratus 298, **301**
Turgenia latifolia **306**
Turnera 49
— berneriana 49
— diffusa 50
— ulmifolia 50, табл. 5
Turpinia 259
Tussilago farfara 473
Tutcheria 23
Tynnanthus 429
Tyrraea macrantha 254

## U

Ulex europaea табл. 27
Umbilicus 164
— pendulis 165
— rupestris 164

Uncaria 353
— gambir 358
Uncarina 431
— stellulifera 433
Ungnadia 262
Urena lobata 134
Utricularia 440
— bremii 442
— mannii 441
nelumbifolia 442
— reniiformis 442
— rigida 441
— striatula 441
— vulgaris 441, 442
Usteria 352
Utleria salicifolia 362

# V

Vaccinium 93
— arctostaphylos 93
— laurifolium 88
— myrtillus 88, 89, 93
— padifolium 93
— stamineum 89
— uliginosum 93
— vitis-idaea 88, 93
Valeriana 378
— bonplandicina 379, 380
— bulbosa 379
— celtica 378, 381
— denudata 379, 380
— dioica 379
— edulis 381
— hieronymii 379
— hirtella 379
— kilimandscharica 379
— mexicana 379
— microphylla 379
— montana 379
— officinalis 379, 380, табл. 52
— pavonii 379
— pyrenaica
— remota 379
— rigida 379, 380
— saliumca 381
— saxatilis 378
— scandens 379
— supina 379
— tripteris 379, 381
— tuberosa 379
Valerianella 378, 380
— amblyotis 381
— coronata 381
dufresnia 381
kulabensis 381
— locusta 381
— vesicaria 381
Vantanea 274
Vatica 124
Vauquelinia 177
— californica 178
Vavaea 253
Velleia 460
Ventilago 333
Verbascum 422
— spinosum 421
Verbena 404
— asparagifolia 400
Verbena hybrida 400
— officinalis 403
— urticifolia 404
Vernonia 465, 474
Veronica 424
— filiformis табл. 57
— longifolia табл. 57
— officinalis 425
Viburnum 375
— lantana 377
— lentago 377
— opulus 376, табл. 52
— tinus 377
Vigna radiata 197
Villarsia 370
Vinca 359
— minor 359
— herbacea 359
Viola 40
— alpina 44
— altaica 44
— arvensis 43
— biflora 43, табл. 6
— calcarata 43
— cotyledon 42
— lutea 44
— odorata 44, табл. 6
— tricolor 42
— × wittrockiana 45
Viscum 327
— album 327, 328
— angulatum 329
— articulatum 327
— coloratum 328, 329
— minium 329
— nepalense 329
— ramosissimum 329
Vismia 28
Visnea 23
Vitaliana 114
Vitex 400, 427
— agnus-castus 400, 402
— mombassae 404
Vitis 337
— amurensis 337
— arizonica 337
— labrusca 337
— vinifera 337, табл. 44
— sylvestris 337
Vochysia 284
— tucanorum 285

# W

Warea 69
Wahlenbergia 448, 453
Waldsteinia geoides 181
Waltheria americana 120
Weigela 376
— florida табл. 52
— praecox табл. 52
Weinmannia 151
— tinctoria 152
Wellstedia 395, 398
Westringia 405
— rigida 406
Wigandia 394
— caracasana 394
— urens 394
Wikstroemia 144
— canescens 144
— ovata 144
— ridleyi 144
Wilkesia gymnoxiphium 470, 471
Willughbeia edulis 361
Wittsteinia 95
Wormskieldia 50
— brevicaulus 50
Wulffia 463

# X

Xanthium 431, 466
— orientale 464
— spinosum 469
— strumarium 469
Xanthoceras 259
Xanthophyllum 285
— lanceolatum 287
Xanthosia singuliflora 304
Ximenia 318
— americana 319, 323
Xylocarpus granatum 253
Xylocopa 235
Xyloolaena 127
— humbertii 128
Xylosma 35
Xylotheca 35

# Y

Yunnanea 23
Yunquea 475

# Z

Zanonia 60
Zanthoxylum 242
— bungei 239, 245
— fraxineum 239
— piperita 245
— scandens 242
Zauschneria californica 228
Zenobia pulverulenta 89
Zinnia 469
— elegans 469
Ziziphora 411
— capitata 406
Ziziphus 333
— jujuba 334, 335
— mauritiana 334, 335
Zornia diphylla 194
Zosima orientalis 306
Zuelania 35
Zygophyllum 247
— atriplicoides 248
— dumosum 248
— fabago 247
— iodocarpum 249
— lehmannianum 249
— macropterum 247, 248
— megacarpum табл. 34
— ovigerum табл. 34
— rosowii 247
— stapffii 249

## СПИСОК ОРИГИНАЛЬНЫХ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

### Авторы оригинальных фотографий

**Л. В. Аверьянов.** Табл. 2(2), 5(4), 6(1), 10(1,2,5), 11(1), 13(1,6,7), 16(1,2,4), 17(1,2), 18(2), 20(1), 21(1,2,3), 23(1), 24(3,4), 27(3,4), 31(1,2), 32(2,5,6), 33(5), 34(2,5,6), 38(1,3), 39(1), 42(2), 43(2,3), 44(3), 48(2), 49(1), 50(2,3), 51(3,6), 52(1,4), 53(1,4,5), 54(3,4), 55(2,4,5,6), 56(1), 57(1,2,3), 61(2,3,5), 62(4,5), 63(3).

**З. Т. Артюшенко.** Рис. 121.

**А. Е. Бородина.** Табл. 52(5).

**П. Е. Вавриш.** Табл. 6(2), 10(4), 16(5), 23(4), 25(1), 38(2), 51(4).

**Ю. Т. Васьковский.** Табл. 44(2).

**Л. Е. Вениславский.** Табл. 23(3).

**Ю. В. Высоцкий.** Табл. 41(3).

**П. А. Гомолицкий.** Табл. 44(4), 64(1).

**Р. Горенфлот** (R. Gorenflot), Франция. Табл. 53(2).

**Л. Ф. Горовой.** Табл. 11(2).

**В. И. Грубов.** Табл. 27(6).

**С. Г. Жилин.** Табл. 15(3), 35(4), 37(1,2,3,4,5), рис. 50, 52.

**М. Б. Журманов.** Табл. 2(3,4), 3(2,4,5), 5(1,2,3), 7(2), 11(3,4), 13(3,4,5), 15(1,2,4), 17(3,4), 18(1,3,4), 20(3,4,5), 21(4,5), 22(3), 27(1,2), 32(1,3,4), 33(2,4), 34(1,3), 35(1,3,5), 39(3,4), 41(4), 47(1,2), 48(1), 49(2,3), 50(1), 52(3), 56(2,3), 58(1,3).

**Т. Е. Забелина.** Рис. 120.

**Х. Илтис** (H. Iltis), США. Табл. 24(1,2).

**Н. Н. Имханицкая.** Табл. 33(1,6).

**Е. И. Китаева.** Табл. 7(1).

**А. В. Колосенок.** Табл. 41(2, 5), 51(5), 58(2).

**А. Кронквист** (A. Cronquist), США. Табл. 3(1).

**Г. Л. Кудряшова.** Табл. 54(1).

**М. Лопес** (Manolo Lopez), Куба. Табл. 58(4).

**Ю. А. Луке и В. Ю. Наркявичюте.** Табл. 2(1), 6(3), 10(3), 13(2), 20(2), 35(2), 51(1), 59(1).

**М. К. Моркомб** (Morcombe), Австралия. Табл. 46(1, 2, 3, 4).

**В. Ю. Наркявичюте.** Табл. 30(3).

**З. И. Никитичева.** Табл. 59(2).

**Б. Стоун** (B. C. Stone), Малайзия. Табл. 41(1).

**А. Л. Тахтаджян.** Табл. 3(3), 7(3), 16(3), 30(1), 34(6), 42(5), 62(3), 63(2,4), 64(3).

**Э. С. Терехин.** Табл. 43(1), 59(3).

**В. Н. Тихомиров.** Табл. 20(6), 23(2), 30(2), 33(3), 38(4), 54(2), 55(1), 57(4,5), 61(1,4), 62(1,2), 63(1).

**В. И. Трифонова.** Табл. 48(3).

**С. С. Харкевич.** Табл. 22(1), 25(2,3,4), 27(5), 39(5,6), 41(6,7), 42(1,3), 51(2), 52(2), 53(3), 57(6), 64(2).

**П. И. Швец.** Табл. 27(7), 37(6), 39(2), 55(3).

### Авторы оригинальных рисунков

**П. А. Жиличкин.** Рис. 2, 3(3,4,5), 5(1), 9, 15(1,3, 4,6), 17(1,2,3), 18,19,20, 21(1,2,3,4,6,7,8,10,11), 22(1,4,5), 30(1,2), 35, 36, 37(1,2,3), 38, 40, 54(1,2,6), 55(1,2,3,7,8), 56(7,8,13), 57(1,2,4,7), 59, 60, 62, 69(1), 70(1,2,3,5), 71(1—4), 75(1—4), 76(1,4,5), 78, 79, 80, 81, 84, 85, 87, 89, 90(1—4,7,8), 91, 92, 93(1,2), 95, 98(1,2,3), 105(1,5,6,7), 106(2), 107(1,3,4), 108, 109(1,4,5,6), 110(1—9), 114(2), 115(1,2,4—7), 116(1,4), 117(1,2), 123(1,8,9), 124(6—11,15), 125(1,6, 7,10), 126, 128, 129, 130(1,5), 131(1,2), 132, 133(1, 4,5), 134(1,3,4), 135, 136(1,5,6,8,9), 137(1,4—6, 9,10), 138, 139, 140(1,4), 141(1,5), 142(1), 143(1—5), 144, 145(1,5,6), 146(2—5), 147(1,2,4, 5), 149(1—7), 150(1—5), 151(1—4,6,7), 152, 153(1, 3,5), 154, 155(1,2,4,6,7), 156, 157(1,2), 161, 170(1—3,6—9), 172, 173, 174, 175(2), 176(6—8), 177(1,4,6), 178(1,2,4), 180(1—6), 181, 184(7), 185(1,2,4—6), 186(1—7), 193, 194, 199, 200, 201 (1—3), 202, 203(1—9,14), 204(1,4,5), 205, 207 (1,2), 209(1), 211(4—6), 217(1,2,4,5,7), 220(1—3), 221(1,2,4,7), 225(1,2,4,6), 229(1,5,7), 231, 235(1—5), 236(1,4,5), 240(1), 241, 244, 247, 250.

**Т. В. Шулькина и П. А. Жиличкин.** Рис. 237 (1—6,9,10).

**В. С. Юдин.** Табл. 1, 4, 8, 9, 12, 14, 19, 26, 28, 29, 36, 40, 45, 60.

### Авторы карт

**И. В. Грушвицкий.** Карта 11.

**С. Г. Жилин и О. А. Связева.** Карта 10.

**Ю. Н. Кожевников.** Карта 6.

**И. А. Линчевский.** Карта 9.

**О. А. Связева.** Карты 2, 3, 8, 12, 13.

**О. А. Связева и Т. В. Егорова.** Карта 1.

**О. А. Связева и Л. И. Иванина.** Карта 14.

**О. А. Связева и Т. Н. Попова.** Карта 5.

**Ан. А. Федоров.** Карты 4, 7.

### На суперобложке использованы фотографии

**Л. В. Аверьянова, П. Е. Вавриша, А. Л. Тахтаджяна, В. Н. Тихомирова, П. И. Швеца.**

Ответственная за иллюстрации тома **Н. Т. Скворцова.**

# СОДЕРЖАНИЕ


**ПОДКЛАСС ДИЛЛЕНИИДЫ (DILLENIIDAE).** *А. Л. Тахтаджян* . . . 7

**Порядок диллениевые (Dilleniales)** . . . 11

Семейство диллениевые (Dilleniaceae). *Т. В. Егорова* . . . —

Семейство кроссосомовые (Crossosomataceae). *Т. В. Егорова* . . . 15

**Порядок пионовые (Paeoniales).** *Е. Н. Немирович-Данченко* . . . 16

Семейство пионовые (Paeoniaceae) . . . —

**Порядок чайные (Theales)** . . . 18

Семейство охновые (Ochnaceae). *Ан. А. Федоров* . . . —

Семейство дионкофилловые (Dioncophyllaceae). *В. И. Трифонова* . . . 19

Семейство чайные (Theaceae). *Ан. А. Федоров* 21

Семейство тетрамеристовые (Tetrameristaceae). *Ан. А. Федоров* . . . 24

Семейство маркгравиевые (Marcgraviaceae). *Е. А. Толмачева* . . . 25

Семейство медузагиновые (Medusagynaceae). *В. Н. Гладкова* . . . 26

Семейство боннетовые (Bonnetiaceae). *Ан. А. Федоров* . . . 27

Семейство клузиевые (Clusiaceae, или Guttiferae). *В. Н. Гладкова* . . . —

Семейство повойничковые (Elatinaceae). *А. Н. Белавская* . . . 32

**Порядок фиалковые (Violales)** . . . 33

Семейство флакуртиевые (Flacourtiaceae). *Л. И. Иванина* . . . —

Семейство страстоцветные (Passifloraceae). *В. И. Трифонова* . . . 35

Семейство стахиуровые (Stachyuraceae). *Л. И. Иванина* . . . 40

Семейство фиалковые (Violaceae). *Н. Н. Имханицкая* . . . —

Семейство биксовые (Bixaceae). *Н. Н. Имханицкая* . . . 45

Семейство ладанниковые (Cistaceae). *Н. Н. Имханицкая* . . . 47

Семейство тёрнеровые (Turneraceae). *В. И. Трифонова* . . . 49

Семейство мальзербиевые (Malesherbiaceae). *В. И. Трифонова* . . . 50

Семейство кариковые, или папайевые (Caricaceae). *Г. А. Денисова* . . . 51

Семейство тыквенные (Cucurbitaceae). *Г. А. Денисова* . . . 53

**Порядок бегониевые (Begoniales)** . . . 61

Семейство датисковые (Datiscaceae). *А. Л. Тахтаджян* . . . —

Семейство бегониевые (Begoniaceae). *Л. И. Вахтина* . . . 63

**Порядок каперсовые (Capparales)** . . . 64

Семейство каперсовые (Capparaceae). *И. Т. Васильченко* . . . —

Семейство крестоцветные (Brassicaceae, или Cruciferae). *В. Е. Аветисян* . . . 67

Семейство резедовые (Resedaceae). *И. Т. Васильченко* . . . 74

**Порядок тамарисковые (Tamaricales).** *Т. Н. Попова* . . . 75

Семейство франкениевые (Frankeniaceae) —

Семейство тамарисковые (Tamaricaceae) 77

Семейство фукьериевые (Fouquieraceae) 79

**Порядок ивовые (Salicales).** *А. К. Скворцов*

Семейство ивовые (Salicaceae) . . . 81

**Порядок вересковые (Ericales).** *Ю. П. Кожевников* . . . 86

Семейство актинидиевые (Actinidiaceae) —

Семейство клетровые (Clethraceae) . . . 87

Семейство вересковые (Ericaceae) . . . 88

Семейство водяниковые (Empetraceae) 95

Семейство эпакрисовые (Epacridaceae) 96

Семейство диапенсиевые (Diapensiaceae) 97

**Порядок эбеновые (Ebenales)** . . . 98

Семейство стираксовые (Styracaceae). *В. И. Трифонова* . . . —

Семейство симплоковые (Symplocaceae). *В. И. Трифонова* . . . 100

Семейство эбеновые (Ebenaceae). *А. А. Яценко-Хмелевский* . . . 101

Семейство сапотовые (Sapotaceae). *А. Л. Тахтаджян, В. И. Трифонова* . . . 103

**Порядок первоцветные (Primulales)** . . . 106

Семейство мирсиновые (Myrsinaceae). *Н. Н. Имханицкая* . . . —

Семейство теофрастовые (Theophrastaceae). *Н. Н. Имханицкая* . . . 108

Семейство первоцветные (Primulaceae). *Т. В. Егорова* . . . 110

**Порядок мальвовые (Malvales)** . . . 116

Семейство элеокарповые (Elaeocarpaceae). *И. В. Васильев* . . . —

Семейство липовые (Tiliaceae). *И. В. Васильев* . . . 117

Семейство стеркулиевые (Sterculiaceae). *А. Л. Тахтаджян* . . . 120

Семейство диптерокарповые (Dipterocarpaceae). *Ан. А. Федоров* . . . 123

Семейство сарколеновые (Sarcolaenaceae). *В. Н. Гладкова* . . . 126

Семейство бомбаксовые (Bombacaceae). *И. А. Грудзинская* . . . 128

Семейство мальвовые (Malvaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . 132

**Порядок молочайные (Euphorbiales).** *О. В. Чернева* . . . 135

Семейство молочайные (Euphorbiaceae) . . . —

Семейство дихапеталовые (Dichapetalaceae) 141

**Порядок волчниковые (Thymelaeales).** *И. Д. Аганова* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 142

Семейство волчниковые (Thymelaeaceae) . . —

**ПОДКЛАСС РОЗИДЫ (ROSIDAE).** *А. Л. Тахтаджян* . . . . . . . . . . . . . . . . 146

**Порядок камнеломковые (Saxifragales)** . . . . . 151

Семейство брунеллиевые (Brunelliaceae). *А. Е. Бородина* . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство куннониевые (Cunoniaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство эукрифиевые (Eucryphiaceae). *А. Е. Бородина* . . . . . . . . . . . . . . . 152
Семейство эскаллониевые (Escalloniaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . . . . . . . 153
Семейство гортензиевые, или гидрангиевые (Hydrangeaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . 154
Семейство росидуловые (Roridulaceae). *В. Н. Гладкова* . . . . . . . . . . . . . . . 155
Семейство питтоспоровые, или смолосемянниковые (Pittosporaceae). *Н. Н. Цвелев* . . 157
Семейство библисовые (Byblidaceae). *В. Н. Гладкова* . . . . . . . . . . . . . . . 158
Семейство камнеломковые (Saxifragaceae). *Г. Л. Кудряшова* . . . . . . . . . . . . . 159
Семейство толстянковые (Crassulaceae). *В. М. Виноградова* . . . . . . . . . . . . 163
Семейство цефалотовые (Cephalotaceae). *А. Л. Тахтаджян* . . . . . . . . . . . . . 166
Семейство крыжовниковые (Grossulariaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . . . . . 169
Семейство белозоровые (Parnassiaceae). *Г. Л. Кудряшова* . . . . . . . . . . . . . . 170
Семейство росянковые (Droseraceae). *Г. А. Денисова* . . . . . . . . . . . . . . . . . 171
Семейство гуннеровые (Gunneraceae). *А. Е. Бородина* . . . . . . . . . . . . . . 175

**Порядок розовые, или розоцветные (Rosales).** *В. Н. Гладкова* . . . . . . . . . . . . . . —

Семейство розовые, или розоцветные (Rosaceae) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство хризобалановые (Chrysobalanaceae) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 187
Семейство неурадовые (Neuradaceae) . . . . 188

**Порядок бобовые (Fabales).** *Г. П. Яковлев* . . . 189

Семейство бобовые (Fabaceae, или Leguminosae) . . . . . . . . . . . . . . . . . . —

**Порядок коннаровые (Connarales).** *Г. П. Яковлев* 201

Семейство коннаровые (Connaraceae) . . . —

**Порядок подостемовые (Podostemales).** *Т. В. Егорова* . . . . . . . . . . . . . . . . . . 203

Семейство подостемовые (Podostemaceae) . —

**Порядок непентовые (Nepenthales).** *Г. А. Денисова* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 204

Семейство непентовые (Nepenthaceae). —

**Порядок миртовые (Myrtales)** . . . . . . . . 206

Семейство дербенниковые (Lythraceae). *В. Н. Гладкова* . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство соннератиевые (Sonneratiaceae). *С. С. Морщихина* . . . . . . . . . . . . . 209
Семейство гранатовые (Punicaceae). *В. Н. Трифонова* . . . . . . . . . . . . . . . . . 210
Семейство меластомовые (Melastomataceae). *Н. Н. Имханицкая* . . . . . . . . . . . . 211
Семейство миртовые (Myrtaceae). *Е. Н. Немирович-Данченко* . . . . . . . . . . . . 216
Семейство комбретовые (Combretaceae). *С. С. Морщихина* . . . . . . . . . . . . . 222
Семейство кипрейные (Onagraceae). *Л. И. Иванина* . . . . . . . . . . . . . . . . . 224
Семейство рогульниковые, или водноореховые (Trapaceae). *В. Н. Васильев, А. Н. Белавская* . . . . . . . . . . . . . . . . . 228
Семейство сланоягодниковые (Haloragaceae). *А. П. Белавская* . . . . . . . . . . . . 230
Семейство ризофоровые (Rhizophoraceae). *С. С. Морщихина* . . . . . . . . . . . . . 231
Семейство лецитисовые (Lecythidaceae). *С. С. Морщихина* . . . . . . . . . . . . . 233

**Порядок рутовые (Rutales)** . . . . . . . . . 236

Семейство рутовые (Rutaceae). *Т. В. Егорова* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство симарубовые (Simaroubaceae). *И. А. Линчевский* . . . . . . . . . . . . . 245
Семейство парнолистниковые (Zygophyllaceae). *В. В. Бочанцева, Е. В. Симачева* . . 247
Семейство селитрянковые (Nitrariaceae). *В. Н. Трифонова* . . . . . . . . . . . . . . 250
Семейство баланитовые (Balanitaceae). *В. В. Бочанцева, Е. В. Симачева* . . . . . . 251
Семейство мелиевые (Meliaceae). *Г. П. Яковлев* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 253
Семейство бурзеровые (Burseraceae). *И. А. Линчевский* . . . . . . . . . . . . . . . 254
Семейство анакардиевые (Anacardiaceae). *И. А. Линчевский* . . . . . . . . . . . 256

**Порядок сапиндовые (Sapindales).** *С. Г. Жилин* 258

Семейство стафилеевые, или клекачковые (Staphyleaceae) . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство сапиндовые, (Sapindaceae) . . . 259
Семейство кленовые (Aceraceae) . . . . . . . 264
Семейство конскокаштановые (Hippocastanaceae) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 266
Семейство бретшнейдеровые (Bretschneideraceae) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 268
Семейство сабиевые (Sabiaceae) . . . . . . . —

**Порядок гераниевые (Geraniales)** . . . . . . . 270

Семейство льновые (Linaceae). *Т. В. Егорова* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство гумириевые (Humiriaceae). *Т. В. Егорова* . . . . . . . . . . . . . . . . 274
Семейство эритроксиловые (Erythroxylaceae). *Н. С. Морозова* . . . . . . . . . . . —
Семейство кисличные (Oxalidaceae). *Е. В. Мордак* . . . . . . . . . . . . . . . . . 275
Семейство гераниевые (Geraniaceae). *Е. В. Мордак* . . . . . . . . . . . . . . . . . 277
Семейство бальзаминовые (Balsaminaceae). *И. Г. Зубкова* . . . . . . . . . . . . . . . 280
Семейство капуциновые, или настурциевые (Tropaeolaceae). *Н. С. Морозова* . . . . . 281

**Порядок истодовые (Polygalales).** *В. Н. Гладкова* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 282

Семейство мальпигиевые (Malpighiaceae) —
Семейство вошизиевые (Vochysiaceae) . . . 284
Семейство истодовые (Polygalaceae) . . . . 285

**Порядок кизиловые (Cornales).** *И. В. Грушвицкий* 287

Семейство давидиевые (Davidiaceae) . . . . . —
Семейство ниссовые (Nyssaceae) . . . . . . . 288
Семейство алангиевые (Alangiaceae) . . . . . 289
Семейство кизиловые (Cornaceae) . . . . . 290
Семейство аукубовые (Aucubaceae) . . . . . 293

Семейство гарриевые (Garryaceae) . . . . . 294
Семейство хельвингиевые (Helwingiaceae) 296

**Порядок аралиевые (Araliales)** . . . . . . . . 297

Семейство аралиевые (Araliaceae). *И. В. Грушвицкий* . . . . . . . . . . . . . —
Семейство зонтичные (Apiaceae, или Umbelliferae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . 302

**Порядок бересклетовые (Celastrales).** *Л. Ю. Буданцев* . . . . . . . . . . . . . . . . . . 309

Семейство икациновые (Icacinaceae) . . . . . —
Семейство падубовые (Aquifoliaceae) . . . . 311
Семейство феллиновые (Phellinaceae) . . . 313
Семейство бересклетовые (Celastraceae) . . . —
Семейство сальвадоровые (Salvadoraceae) 316

**Порядок санталовые (Santalales)** . . . . . . . 318

Семейство олаксовые (Olacaceae). *Э. С. Терехин* . . . . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство санталовые (Santalaceae). *А. Л. Тахтаджян* . . . . . . . . . . . . . . . 318
Семейство мизодендровые (Misodendraceae). *З. И. Никитичева* . . . . . . . . . . . . . 323
Семейство ремнецветниковые, или ремнецветниковые (Loranthaceae). *З. И. Никитичева* . . 324
Семейство омеловые (Viscaceae). *З. И. Никитичева* . . . . . . . . . . . . . . . 327

**Порядок баланофоровые (Balanophoracea).** *Э. С. Терехин* . . . . . . . . . . . . . . . . . 329

Семейство циномориевые (Cynomoriaceae) —
Семейство баланофоровые (Balanophoraceae) 331

**Порядок крушиновые (Rhamnales)** . . . . . . 332

Семейство крушиновые (Rhamnaceae). *В. Н. Грубов* . . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство виноградовые (Vitaceae). *И. Т. Васильченко* . . . . . . . . . . . . . . . 335

**Порядок лоховые (Elaeagnales).** *И. Т. Васильченко* . . . . . . . . . . . . . . . . . . 338

Семейство лоховые (Elaeagnaceae) . . . . . . —

**Порядок протейные (Proteales).** *А. Л. Тахтаджян* 340

Семейство протейные (Proteaceae) . . . . . . —

**ПОДКЛАСС АСТЕРИДЫ (ASTERIDAE).** *А. Л. Тахтаджян* . . . . . . . . . . . . . . . . . 348

**Порядок горечавковые (Gentianales)** . . . . . . 350

Семейство логаниевые (Loganiaceae). *Н. Н. Имханицкая* . . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство мареновые (Rubiaceae). *Н. Н. Имханицкая* . . . . . . . . . . . . . . . . 353
Семейство кутровые (Apocynaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . . . . . . . . . 359
Семейство ластовневые (Asclepiadaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . . . . . . 362
Семейство горечавковые (Gentianaceae). *В. В. Письяукова* . . . . . . . . . . . . . 365
Семейство вахтовые (Menyanthaceae). *В. В. Письяукова* . . . . . . . . . . . . . . . . 370

**Порядок маслиновые (Oleales).** *В. Н. Гладкова* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 371

Семейство маслиновые (Oleaceae) . . . . . . —

**Порядок ворсянковые (Dipsacales)** . . . . . . . 375

Семейство жимолостные (Caprifoliaceae). *В. Н. Гладкова* . . . . . . . . . . . . . . —
Семейство адоксовые (Adoxaceae). *А. Е. Бородина* . . . . . . . . . . . . . . . . . 378
Семейство валериановые (Valerianaceae). *А. Е. Бородина, В. И. Грубов* . . . . . . . —
Семейство мориновые (Morinaceae). *О. П. Камелина* . . . . . . . . . . . . . . . . . 382
Семейство ворсянковые (Dipsacaceae). *О. П. Камелина* . . . . . . . . . . . . . 383

**Порядок лоазовые (Loasales).** *М. Э. Кирпичников* 385

Семейство лоазовые (Loasaceae) . . . . . . . —

**Порядок синюховые (Polemoniales)** . . . . . . 386

Семейство вьюнковые (Convolvulaceae). *В. Н. Трифонова* . . . . . . . . . . . . —
Семейство повиликовые (Cuscutaceae). *З. И. Никитичева* . . . . . . . . . . . . . 389
Семейство синюховые (Polemoniaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . . . . . . 390
Семейство водолистниковые (Hydrophyllaceae). *Д. Н. Доброчаева* . . . . . . . . . . 393
Семейство бурачниковые (Boraginaceae). *Д. Н. Доброчаева* . . . . . . . . . . . . 394
Семейство ленноовые (Lennoaceae). *Э. С. Терехин* . . . . . . . . . . . . . . . . . 398

**Порядок губоцветные (Lamiales).** *Н. Н. Цвелев* 400

Семейство вербеновые (Verbenaceae) . . . . —
Семейство губоцветные (Lamiaceae, или Labiatae) . . . . . . . . . . . . . . . . 404
Семейство болотниковые (Callitrichaceae) 412

**Порядок норичниковые (Scrophulariales)** . . . 414

Семейство пасленовые (Solanaceae). *Г. А. Денисова, И. Т. Васильченко* . . . . . . . . —
Семейство буддлеевые (Buddlejaceae). *А. Е. Бородина* . . . . . . . . . . . . . . 420
Семейство норичниковые (Scrophulariaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . . . . . 421
Семейство бигнониевые (Bignoniaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . . . . . . 427
Семейство педалиевые, или кунжутовые (Pedaliaceae). *А. Е. Бородина* . . . . . . . 431
Семейство заразиховые (Orobanchaceae). *Н. Н. Цвелев, Э. С. Терехин* . . . . . . . . 432
Семейство геснериевые (Gesneriaceae). *Л. И. Иванина* . . . . . . . . . . . . . . 436
Семейство подорожниковые (Plantaginaceae). *А. Е. Бородина* . . . . . . . . . . 439
Семейство пузырчатковые (Lentibulariaceae). *Е. А. Землкова* . . . . . . . . . . . . . 440
Семейство миопоровые (Myoporaceae). *Н. Н. Цвелев* . . . . . . . . . . . . . . . 443
Семейство акантовые (Acanthaceae). *С. С. Морщихина* . . . . . . . . . . . . . . 444
Семейство хвостниковые (Hippuridaceae). *А. П. Белавская* . . . . . . . . . . . . . 447

**Порядок колокольчиковые (Campanulales)** *А. Л. Тахтаджян* . . . . . . . . . . . . —

Семейство колокольчиковые (Campanulaceae) —
Семейство стилидиевые (Stylidiaceae) . . . . 459
Семейство гудениевые (Goodeniaceae) . . . . 460

**Порядок калицеровые (Calycerales).** *М. Э. Кирпичников* . . . . . . . . . . . . . . 461

Семейство калицеровые (Calyceraceae) . . . . —

**Порядок сложноцветные (Asterales).** *М. Э. Кирпичников* . . . . . . . . . . . . . . 462

Семейство сложноцветные (Asteraceae, или Compositae) . . . . . . . . . . . . . . . —

Указатель русских названий растений . . . . . 477
Указатель латинских названий растений . . . 489
Список оригинальных иллюстраций . . . . . . 508

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

в шести томах

ТОМ
5(2)

Редактор
Т. П. КРЮКОВА

Редактор карт
М. Д. КИСЕЛЕВА

Оформление художника
И. С. НОВОХАЦКОЙ

Цветные иллюстрации
Ю. С. ЮДИНА

Художественный редактор
В. Г. ЕЖКОВ

Технический редактор
Н. А. БИРКИНА

Корректоры
Е. А. БЛИНОВА
Г. Л. НЕСТЕРОВА

Составитель указателей
Т. В. ВЕЛЬГОРСКАЯ

Ответственная за выпуск
Н. Н. ФЕДОРОВА

ИБ № 5564

Сдано в набор 07.01.81. Подписано к печати 22.06.81. 84 × 108$^1/_{16}$. Бумага тип. № 1. Гарнитура обыкновенная новая. Печать высокая. Усл. печ. л. 53,76 + вкл. 6,72 + фор. 0,42. Усл. кр. отт. 84,37. Уч.-изд. л. 63,17 + вкл. 6,70 + фор. 0,80 + супер 0,39. Тираж 300 000 экз. Заказ № 3560. Цена 4 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Ордена Трудового Красного Знамени Московская типография № 2 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 129085, пр. Мира, 105.

*Таблица 1.* **Дилления индийская (Dillenia indica):**
1 — ветвь с цветком; 2 — плод; 3 — семя

*Таблица 2.* **Пионовые и охновые:**

*1* — пион тонколистный (Paeonia tenuifolia), Никитский ботанический сад; *2* — охна темно-пурпурная (Ochna atropurpurea) с раскрывшимися плодами и черными семенами, оранжерея Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — пион обратнояйцевидный (P. obovata), раскрывшийся плод со зрелыми (черными) и недозрелыми, стерильными (красными) семенами, там же; *4* — пион молочноцветковый (P. lactiflora), там же.

*Таблица 3.* **Чайные и клузиевые:**

*1* — франклиния алатамаха (Franklinia alatamaha), США; *2* — стюартия однобратственная (Stewartia monadelpha), Батумский ботанический сад; *3* — зверобой майсурский (Hypericum mysorense), Индия; *4* — камелия сасанква (Camellia sasanqua), Батумский ботанический сад; *5* — тернстрэмия голопыльниковая (Ternstroemia gymnanthera), там же.

*Таблица 4.* **Клузия розовая (Clusia rosea):**

*1* — ветвь с цветком и плодом; *2* — женский цветок; *3* — обоеполый цветок; *4* — раскрытая коробочка с мясистыми семенами.

*Таблица 5.* **Флакуртиевые, страстоцветные и тёрнеровые:**

1 — асара мелколистная (Azara microphylla), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; 2 — идезия многоплодная (Idesia polycarpa), Батумский ботанический сад; 3 — страстоцвет голубой (Passiflora caerulea), Сухумский ботанический сад; 4 — тёрнера ильмолистная (Turnera ulmifolia), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

1

2

3

*Таблица 6.* **Фиалковые и ладанниковые:**

*1* — фиалка душистая (Viola odorata), Воронежская область, окрестности Новохоперска; *2* — фиалка двухцветная (V. biflora), Карпатский заповедник, гора Пожижевская; *3* — ладанник крымский (Cistus tauricus), Крым.

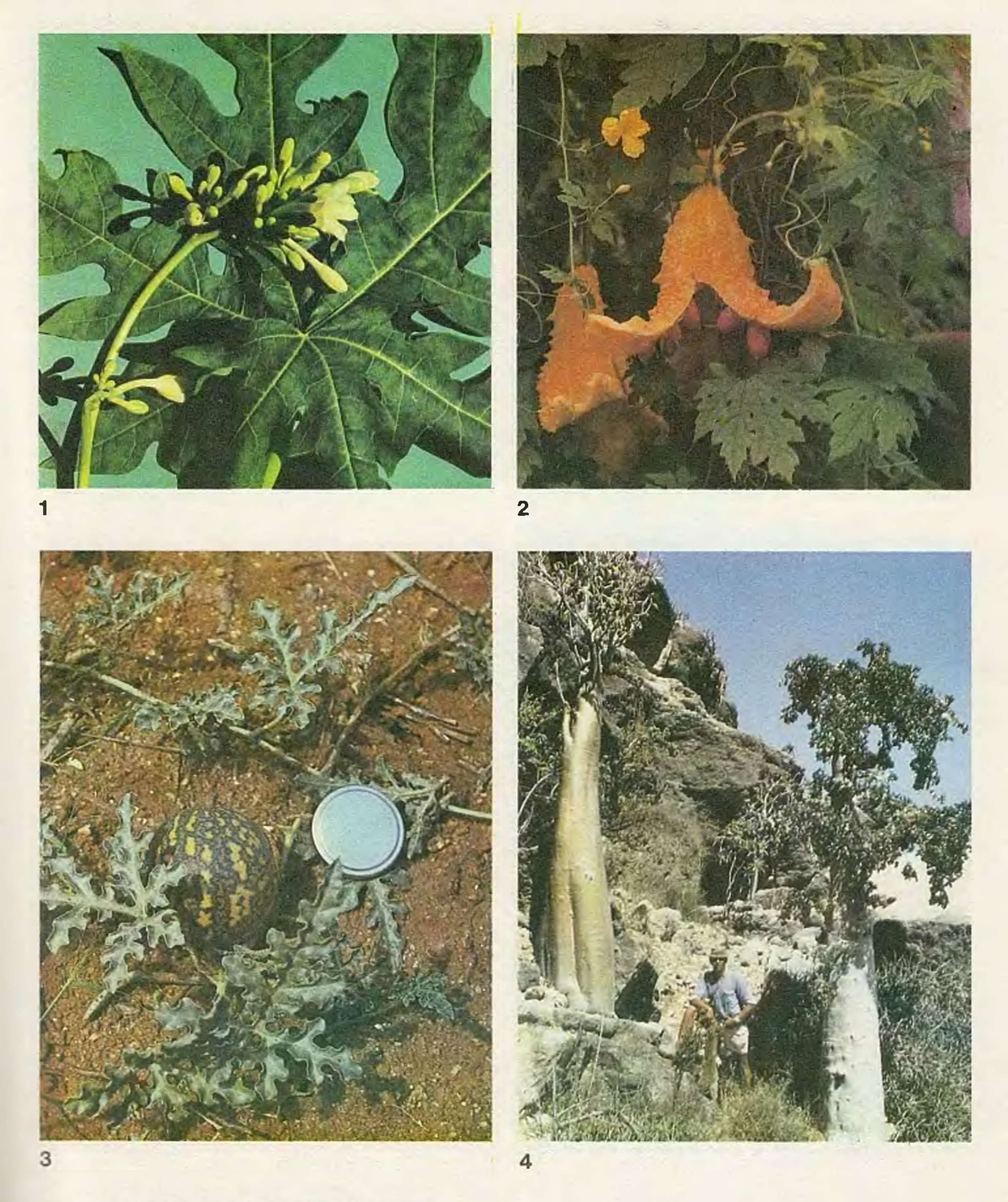


*Таблица 7.* **Папайевые, тыквенные и кутровые:**

*1* — папайя, или дынное дерево (Carica papaya), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — момордика харантия (Momordica charantia), там же; *3* — дикий арбуз (Citrullus colocynthis), Индия; *4* — дендросициос сокотрана (Dendrosicyos socotrana, вверху), Сокотра; адениум тучный (Adenium obesum, внизу), там же.

*Таблица 8.* **Момордика харантия (Momordica charantia):**
*1* — общий вид растения с цветками и плодами; *2* — семя; *3* — ариллус.

*Таблица 9.* **Ходжсония гетероклита (Hodgsonia heteroclita):**
*1* — ветвь с мужскими цветками; *2* — ветвь с женским цветком; *3* — плод.

*Таблица 10.* **Каперсовые, крестоцветные и резедовые:**

*1* — клеоме Радде (Cleome raddeana), окрестности Красноводска; *2* — каперсы травянистые (Capparis herbacea), там же; *3* — вечерница густоопушенная (Hesperis pycnotricha), Южный Крым, гора Могаби; *4* — вайда красильная (Isatis tinctoria), Донецкая область, заповедник «Хомутовская степь»; *5* — хомалодискус желтоватый (Homalodiscus ochradeni), Западный Копетдаг, урочище Даната.

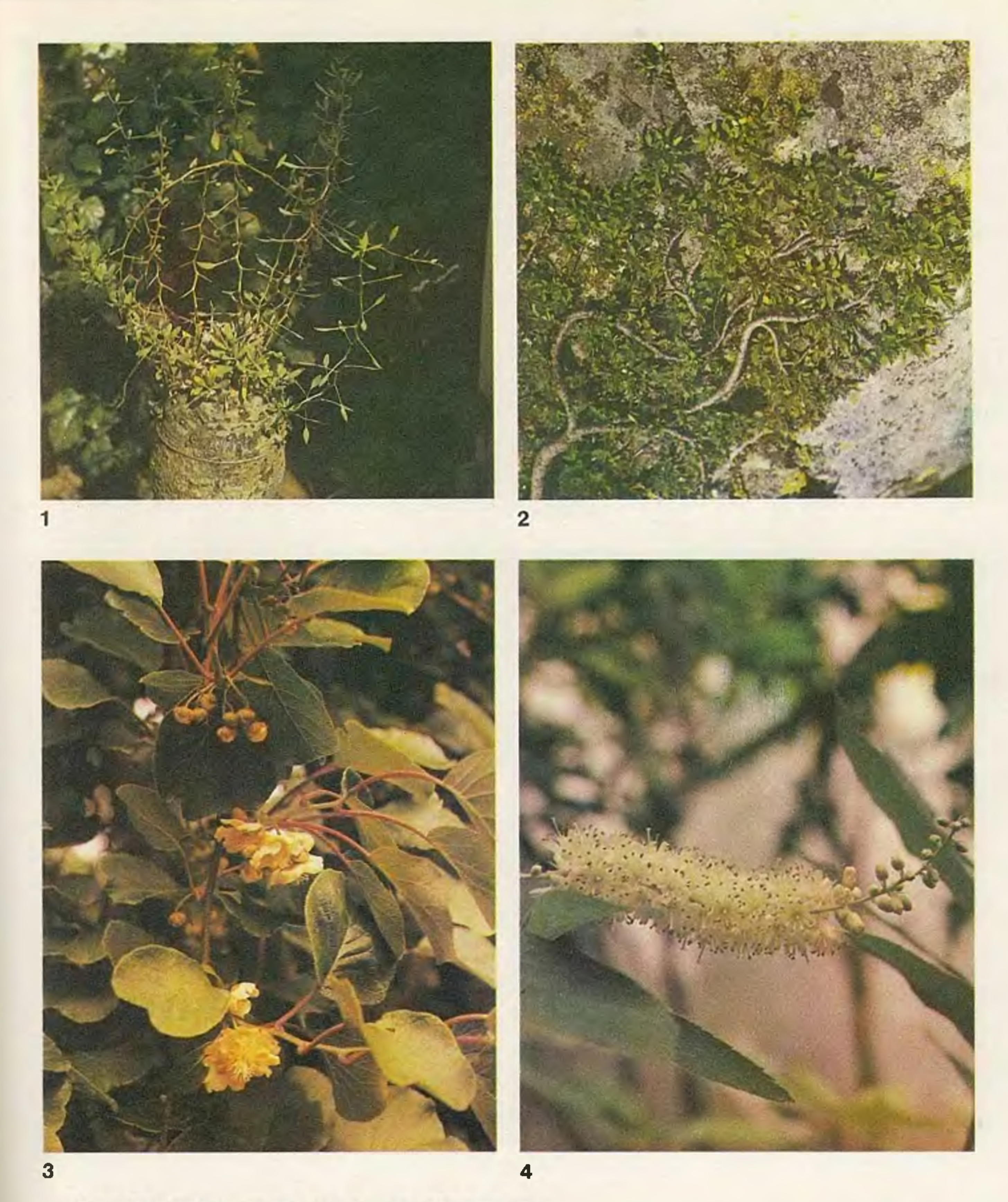


*Таблица 11.* **Фукьериевые, ивовые, актинидиевые и клетровые:**

*1* — фукьерия колончатая (Fouquieria columnea), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — ива Китайбеля (Salix kitaibeliana), Карпаты, гора Петрос; *3* — актинидия китайская (Actinidia chinensis), Батумский ботанический сад; *4* — клетра ольхолистная (Clethra alnifolia), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

*Таблица 12.* **Вересковые и охновые:**
*1* — агапетес ползучий (Agapetes serpens); *2* — кальмия многолистная (Kalmia polifolia); *3* — охна темно-пурпурная (Ochna atropurpurea).

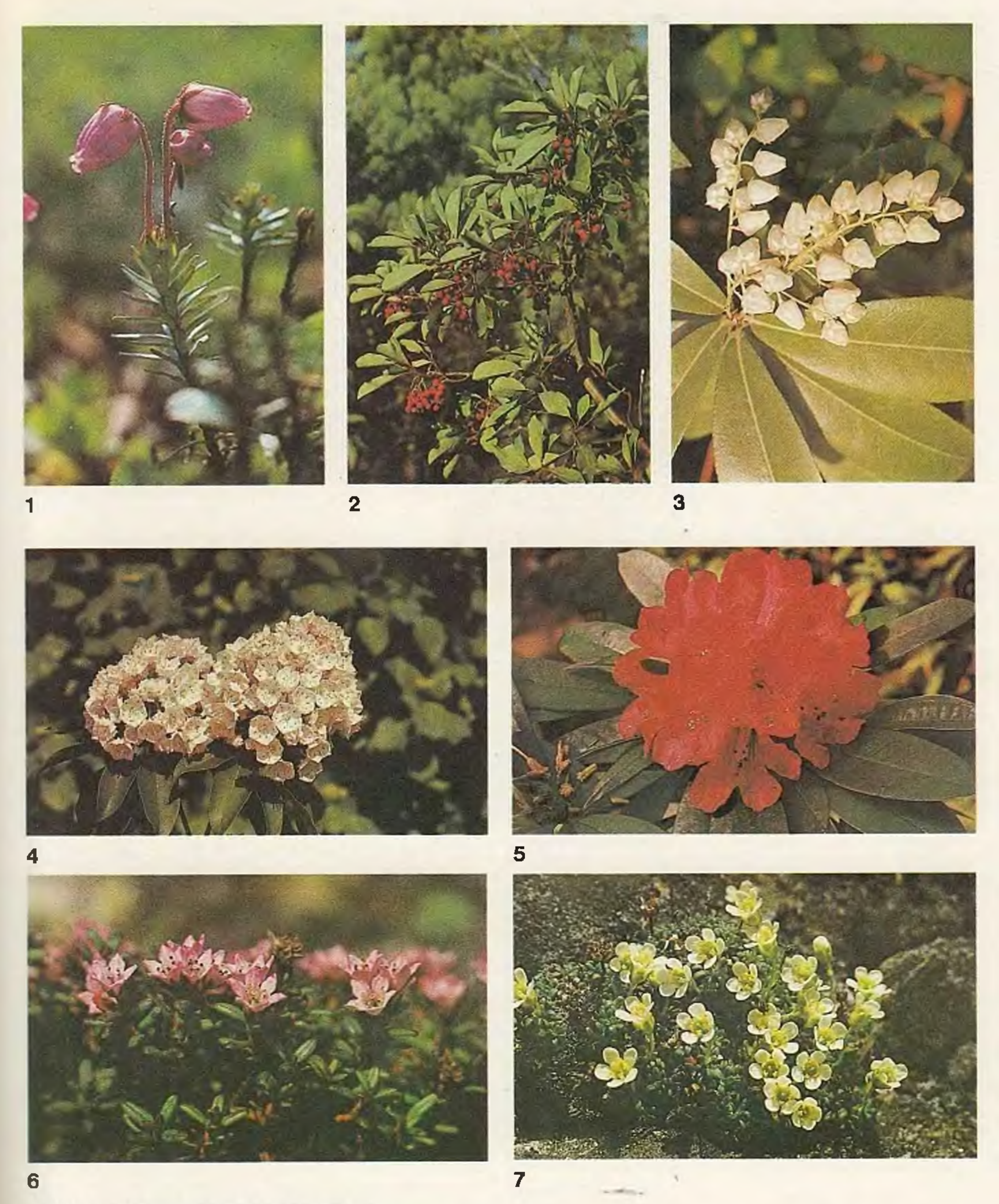


*Таблица 13.* **Вересковые и диапенсиевые:**

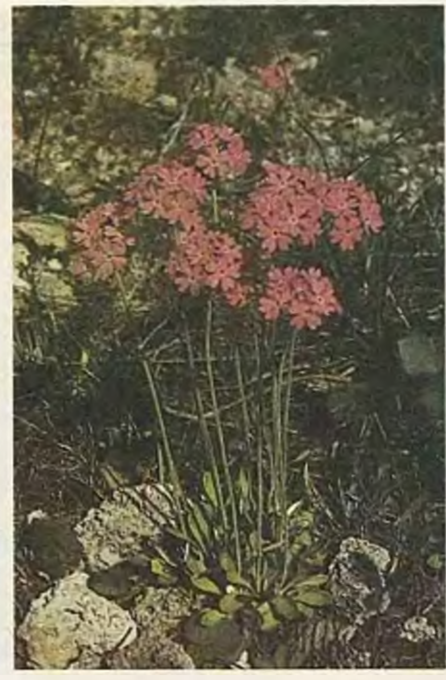
*1* — филлодоце голубая (Phyllodoce caerulea), Мурманская область; *2* — земляничное дерево красное (Arbutus andrachne), Крым; *3* — пиерис красивый (Pieris formosa), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *4* — кальмия широколистная (Kalmia latifolia), Батумский ботанический сад; *5* — рододендрон Делавэ (Rhododendron delavayi), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *6* — луазелерия лежачая (Loiseleuria procumbens), Мурманская область; *7* — диапенсия лапландская (Diapensia lapponica), там же.

*Таблица 14.* **Клетровые и вересковые:**

*1* — клетра бородчато-жилковая (Clethra barbinervis); *2* — эрика церинтовидная (Erica cerinthoides); *3* — эрика банксия, разновидность пурпурная (E. banksia var. purpurea).

*Таблица 15.* **Стираксовые и эбеновые в Батумском ботаническом саду:**
*1* — стиракс японский (Styrax japonicus); *2* — цветущий птеростиракс щетинисто-волосистый (Pterostyrax hispidus); *3* — плодоносящий птеростиракс щетинисто-волосистый; *4* — женский цветок хурмы восточной (Diospyros kaki).

1



2

3

4

5

*Таблица 16.* **Мирсиновые и первоцветные:**

*1* — ардисия прибрежная (Ardisia littoralis), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — первоцвет мучнистый (Primula farinosa), Ленинградская область; *3* — первоцвет Зибольда (P. sieboldii), окрестности Владивостока; *4* — додекатеон обыкновенный (Dodecatheon meadia), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *5* — сольданелла горная (Soldanella montana), Карпатский заповедник, гора Пожижевская.

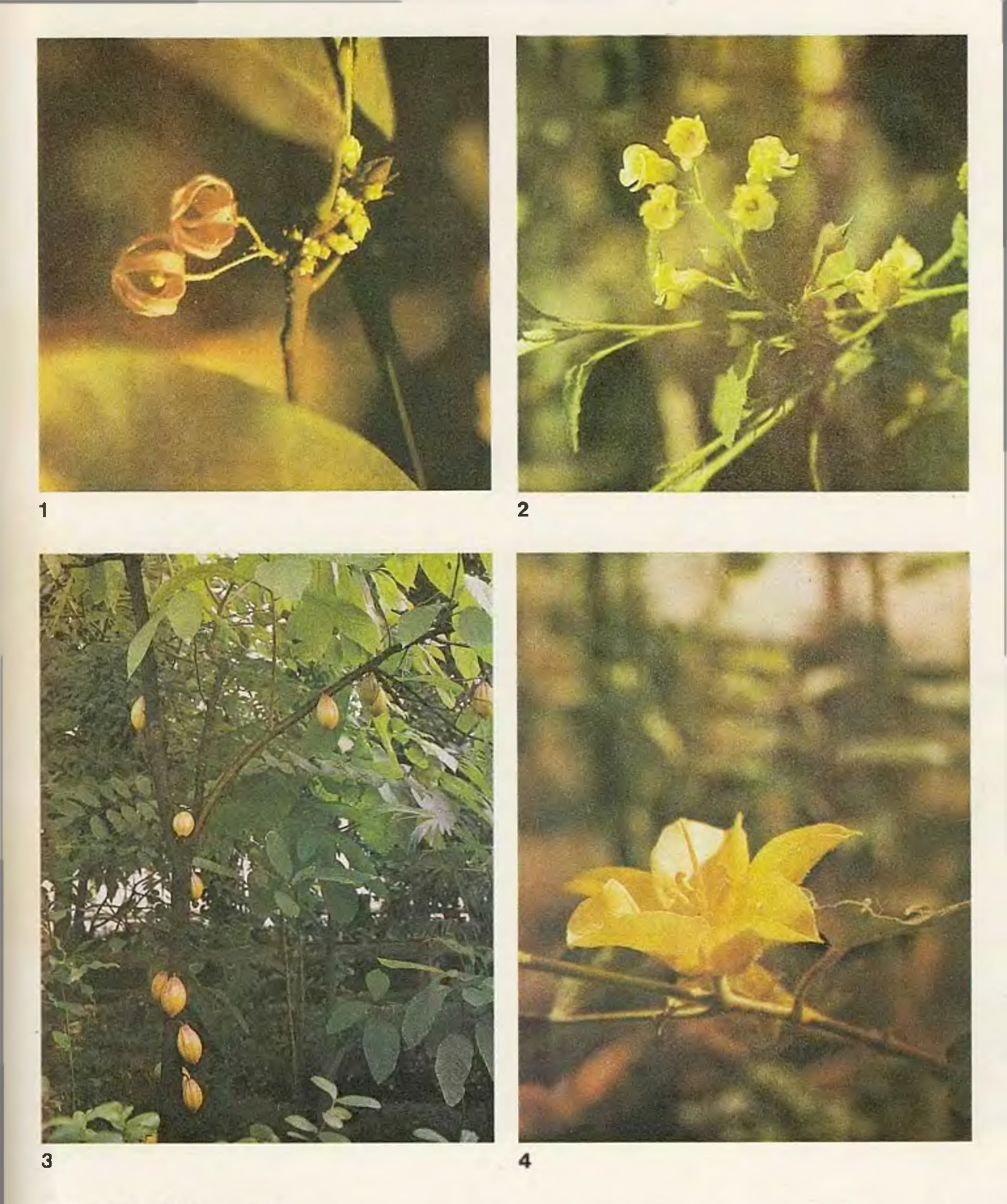


*Таблица 17.* **Стеркулиевые:**

*1* — стеркулия благородная (Sterculia nobilis), оранжереи Ботанического института в Ленинграде; *2* — хермания беловатая (Hermannia candicans), там же; *3* — шоколадное дерево (Theobroma cacao), там же; *4* — фремонтодендрон калифорнийский (Fremontodendron californicum), там же.

*Таблица 18.* **Мальвовые и бомбаксовые:**

*1* — канатник гибридный (Abutilon hybridum), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — пахира замечательная (Pachira insignis), там же; *3* — гибискус рассеченнолепестный (Hibiscus schizopetalus), там же; *4* — гетея Маккоя (Goethea makkoyana), там же

*Таблица 19* **Бомбаксовые:**
1 — баобаб пальчатый (*Adansonia digitata*); 2 — бомбакс сейба (*Bombax ceiba*), 3 — пахира водная (*Pachira aquatica*)

*Таблица 20.* **Молочайные:**
*1* — молочай дыневидный (Euphorbia meloformis), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде: *2* — молочай жесткий (E. rigida), Южный Крым, над селом Никита: *3* — кодиеум пестролистный (Codiaeum variegatum), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *4* — акалифа щетинистоволосая (Acalypha hispida), там же; *5* — тунг, или алеуритес сердцевидный (Aleurites cordata), Батумский ботанический сад; *6* — далешампия Резля (Dalechampia roezliana); оранжереи Главного ботанического сада в Москве.

*Таблица 21.* **Волчниковые, гортензиевые и питтоспоровые:**

*1* — волчник обыкновенный (Daphne mezereum), Мезенский тракт; *2* — дендростеллера туркменов (Dendrostellera turkmenorum), Западный Копетдаг, Бахарден; *3* — чубушник кавказский (Philadelphus caucasicus), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *4* — гидрангия дуболистная (Hydrangea quercifolia), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *5* — питтоспорум толстолистный (Pittosporum crassifolium), там же.

1

2

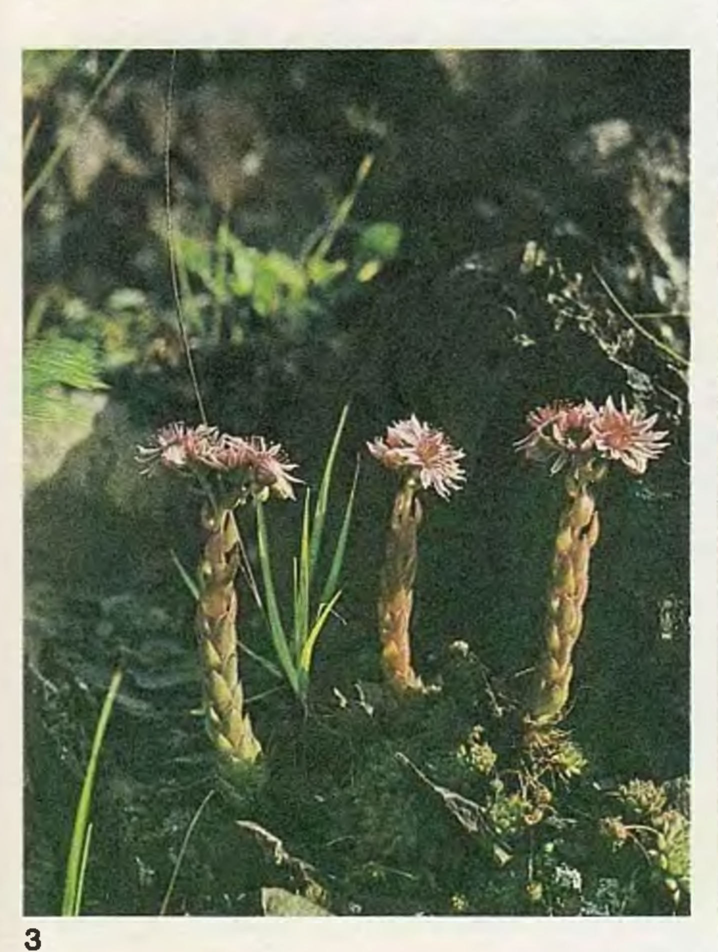
3

*Таблица 22* **Камнеломковые:**

1 — бадан тихоокеанский (*Bergenia pacifica*), Дальний Восток; 2 — камнеломка супротивнолистная (*Saxifraga oppositifolia*) Франция; 3 — итея японская (*Itea japonica*), Батумский ботанический сад

1

2

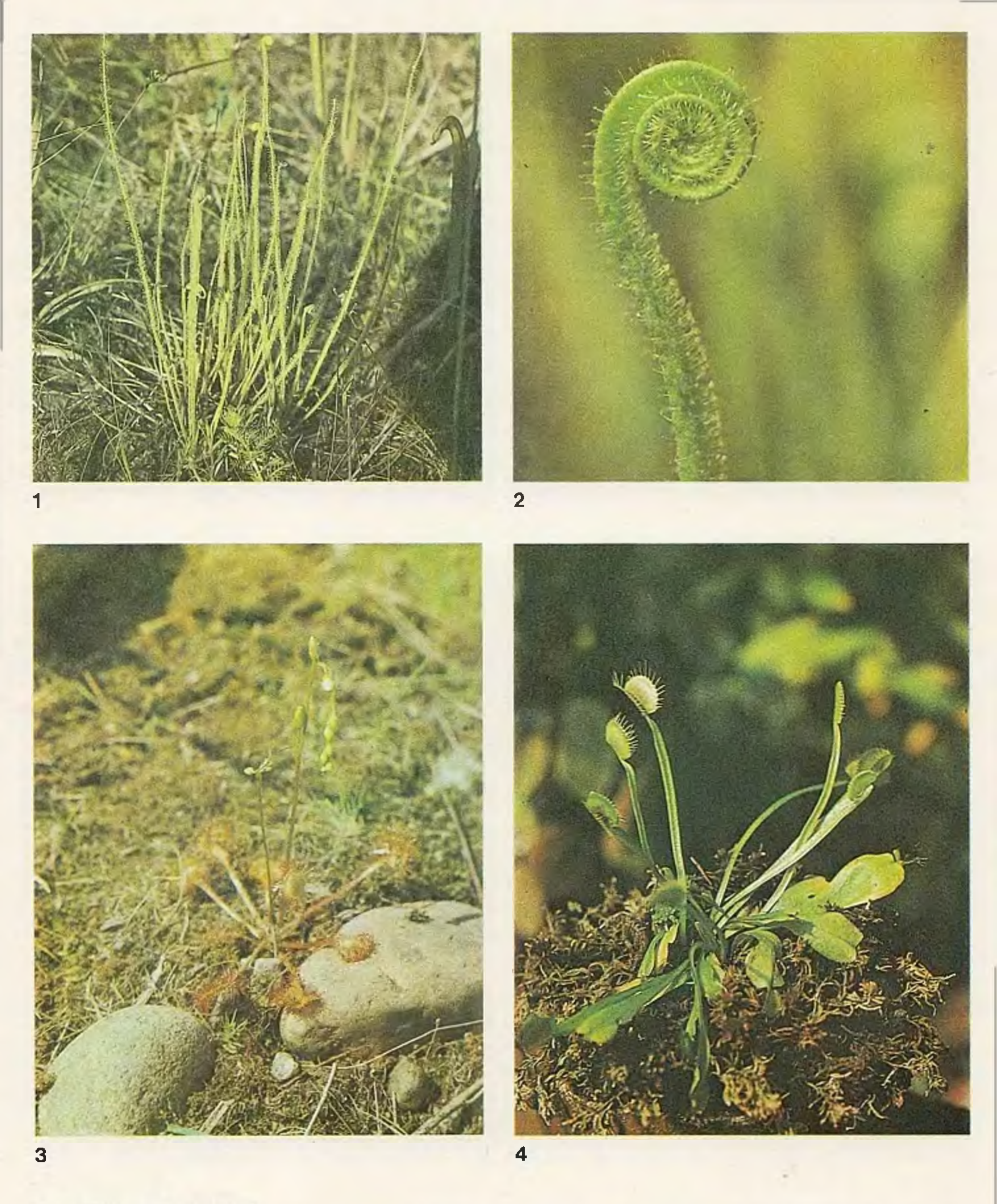


3

4

*Таблица 23.* **Толстянковые:**

*1* — толстянка плауновидная (Crassula lycopodioides), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — молодило закавказское (Sempervivum transcaucasicum); *3* — молодило кавказское (S. caucasicum), Кавказ, Чечено-Ингушетия; *4* — очиток розовый (Sedum rosea).



1 2 3 4

*Таблица 24.* **Росянковые:**

*1* — росянка нитевидная, разновидность Трейса (Drosera filiformis var. tracyi), Флорида; *2* — верхняя часть молодого листа росянки нитевидной, там же; *3* — росянка круглолистная (D. rotundifolia), Ленинградская область; *4* — венерина мухоловка (Dionaea muscipula), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

*Таблица 25.* **Розовые:**

*1* — дриада восьмилепестная (Dryas octopetala), Центральный республиканский ботанический сад АН УССР в Киеве; *2* — княженика арктическая, поляника, мамура (Rubus arcticus), Дальний Восток; *3* — сиверсия малая (Sieversia pusilla), там же; *4* — рябина камчатская (Sorbus kamtschatica), Камчатка.

*Таблица 26.* **Бобовые.**
Делоникс царский (Delonix regia): *1* — цветущая ветвь; *2* — плод. Камензия вьющаяся (Camoensia scandens): *3* — ветвь с цветком и бутонами.

*Таблица 27.* **Бобовые:**

*1* — гледичия японская (Gleditsia japonica), Батумский ботанический сад; *2* — улекс европейский Ulex europaea), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — колютея Бузе (Colutea buhsei), Копетдаг; *4* — чезнейя копетдагская (Chesneya kopetdaghensis), там же; *5* — остролодочник длинноногий (Oxytropis longipes), Камчатка; *6* — гюльденштедтия однолистная (Gueldenstaedtia monophylla), Тува; *7* — копеечник затопляемый (Hedysarum inundatum), Полярный Урал.

Таблица 28. **Бобовые:**
1 — клиантус красивый (Clianthus formosus), 2 — акация олеандролистная (Acacia neriifolia).

*Таблица* 29. **Непентес гибридный (Nepenthes hybrida):**
1 — ветвь растения с кувшинами в разной фазе развития; 2 — соцветие; 3 — мужской цветок

*Таблица 30.* **Непентовые, дербенниковые и гранатовые:**

*1* — непентес новокаледонский (Nepenthes neocaledonica), Новая Каледония; *2* — дербенник иволистный (Lythrum salicaria), Московская область; *3* — плоды граната обыкновенного (Punica granatum), Никитский ботанический сад; *4* — цветок граната протопуники (Punica protopunica), Сокотра; *5* — плоды граната протопуники.

1

2

*Таблица 31.* **Мелостомовые:**

*1* — амфиблемма цимозная (Amphiblemma cymosum), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде;
*2* — триолена жёстковолосистая (Triolena hirsuta), там же

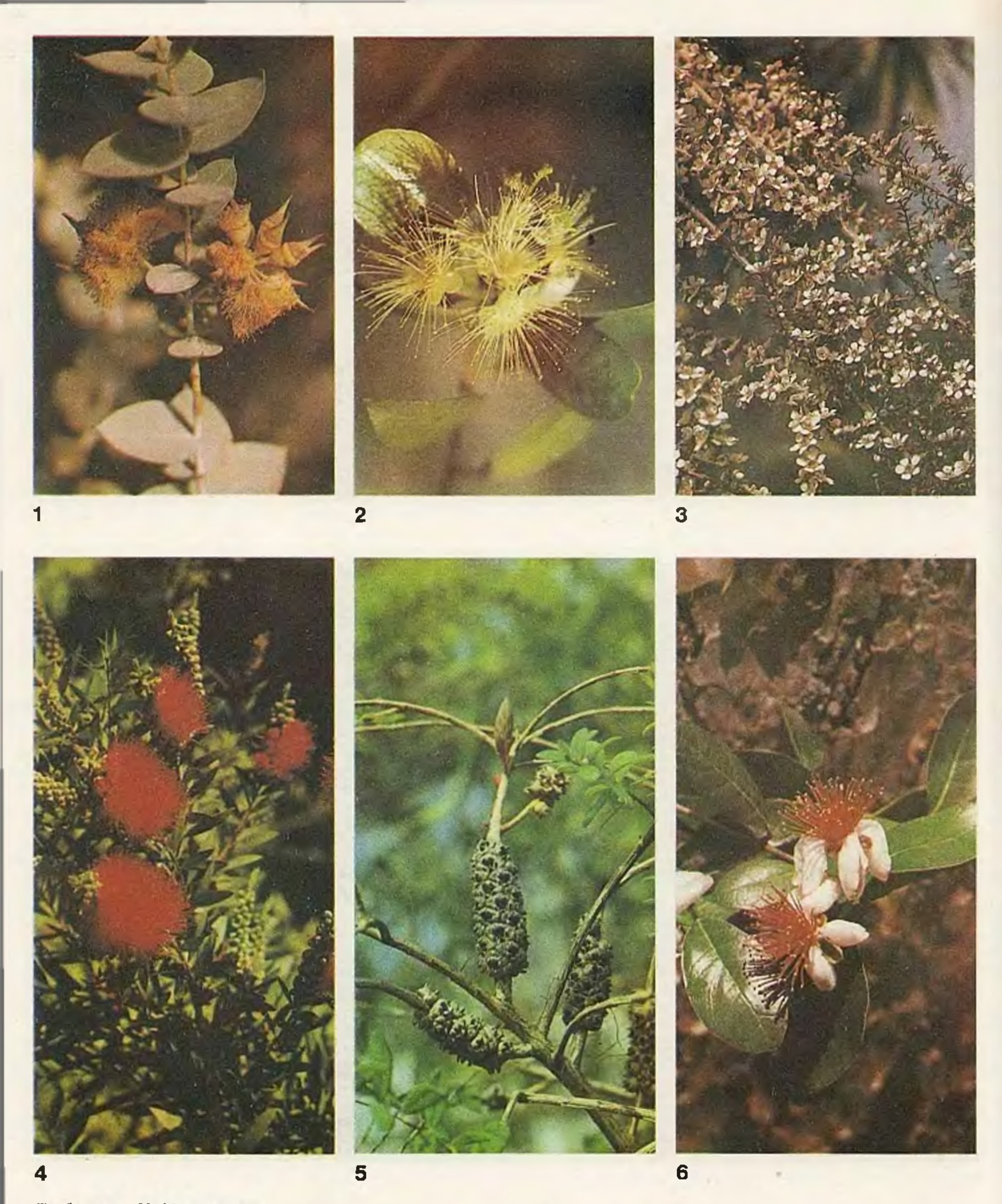



*Таблица 32.* **Миртовые:**

*1* — эвкалипт Джили (Eucalyptus gillii), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — сизигиум метельчатый (Syzygium paniculatum), там же; *3* — лептоспермум прутьевидный (Leptospermum scoparium), Батумский ботанический сад; *4* — каллистемон жестколистный (Callistemon rigidus), там же; *5* — мелалеука зверобоелистная (Melaleuca hypericifolia), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *6* — фейхоа Селлова (Feijoa sellowiana), Адлер.

*Таблица 33.* **Комбретовые, кипрейные и ризофоровые:**

*1* — конокарпус прямостоящий (Conocarpus erectus), остров Куба; *2* — квисквалис индийский (Quisqualis indica), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — фуксия магелланская (Fuchsia magellanica), оранжереи Главного ботанического сада в Москве; *4* — бругиера голокорневая (Bruguiera gymnorhiza), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *5* — караллия ланцетолистная (Carallia lancifolia), там же; *6* — участок мангровых зарослей на острове Куба из ризофоры мангле (Rhizophora mangle).

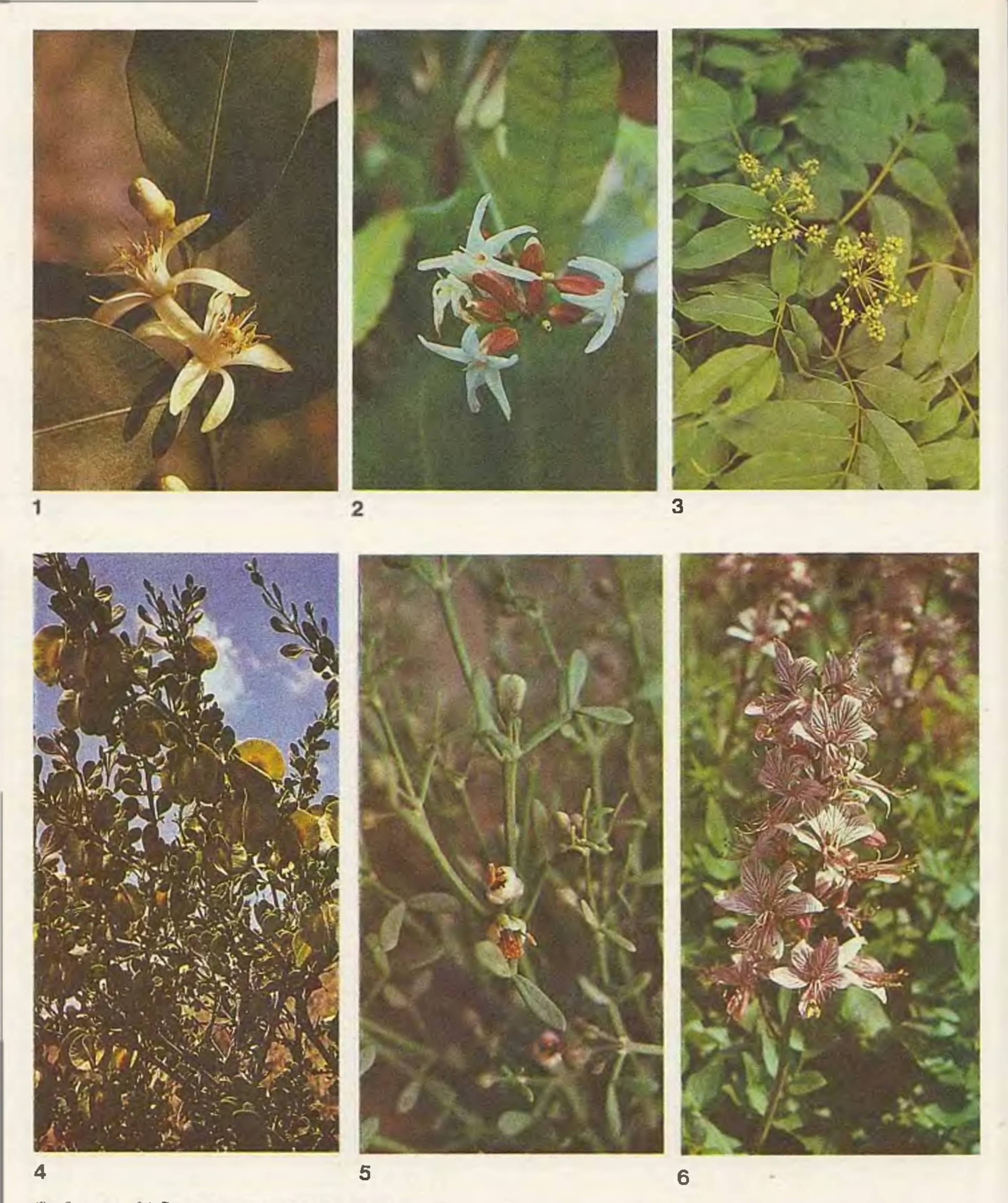



*Таблица 34.* **Рутовые и парнолистниковые:**

*1* — лимон (Citrus limon), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — эритрохитон бразильский (Erythrochiton brasiliense), там же; *3* — бархатное дерево китайское (Phellodendron chinense), Батумский ботанический сад; *4* — парнолистник крупноплодный (Zygophyllum megacarpum), Киргизия; *5* — парнолистник яйцевидный (Z. ovigerum), окрестности Красноводска; *6* — ясенец белый (Dictamnus albus), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

*Таблица 35.* **Мелиевые и анакардиевые:**

*1* — мелия аседарах (Melia azedarach), Батумский ботанический сад; *2* — фисташка туполистная (Pictacia mutica), мужские соцветия, еще не вполне развитые, Южный Крым; *3* — пупартия Форда (Poupartia fordii) в цвету, Батумский ботанический сад; *4* — сумах китайский (Rhus chinensis), там же; *5* — сумах последовательный (R. succedanea), парк Смицкого в Сухуми.

*Таблица 36.* **Анакардиум западный, или кешью (*Anacardium occidentale*), ветвь с цветками и плодами.**

*Таблица 37.* **Стафилеевые, сапиндовые, кленовые и конскокаштановые:**
*1* — эускафис стафилеевидный (Euscaphis staphyleoides) с плодами, Батумский ботанический сад; *2* — сапиндус мукуроси (Sapindus mukorossi), листья и незрелые плоды (лист красного цвета — пораженный грибом), там же; *3* — кёльрейтерия метельчатая (Koelreuteria paniculata), там же; *4* — кёльрейтерия метельчатая, плоды и лист, там же; *5* — клён покровный (Acer tegmentosum), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *6* — конский каштан (Aesculus hippocastanum), Кавказ.

1

2

3

4

*Таблица 38.* **Льновые, гераниевые и бальзаминовые:**

*1* — лён зверобоелистный (Linum hypericifolium), Кавказ, Красная Поляна; *2* — лён Черняева (L. czernjajevii), Донецкая область, заповедник «Хомутовская степь»; *3* — журавельник Геффта (Erodium hoefftianum), Туркмения; *4* — недотрога обыкновенная (Impatiens noli-tangere), Московская область.

*Таблица 39.* **Мальпигиевые, истодовые и кизиловые:**

*1* — гетероптерис зонтичный (Heteropterys umbellata), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — истод анатолийский (Polygala anatolica), Кавказ, Джубга; *3* — кизил японский (Cornus kousa), Батумский ботанический сад; *4* — кизил головчатый (C. capitata), там же; *5* — кизил шведский (C. suecica) в цвету, Дальний Восток; *6* — кизил шведский в плодах, там же.

*Таблица 40.* **Давидия обёрточная (Davidia involucrata).**

1 — ветвь с цветками; 2 — соцветие (часть тычинок в мужских цветках удалена); 3 — плод.

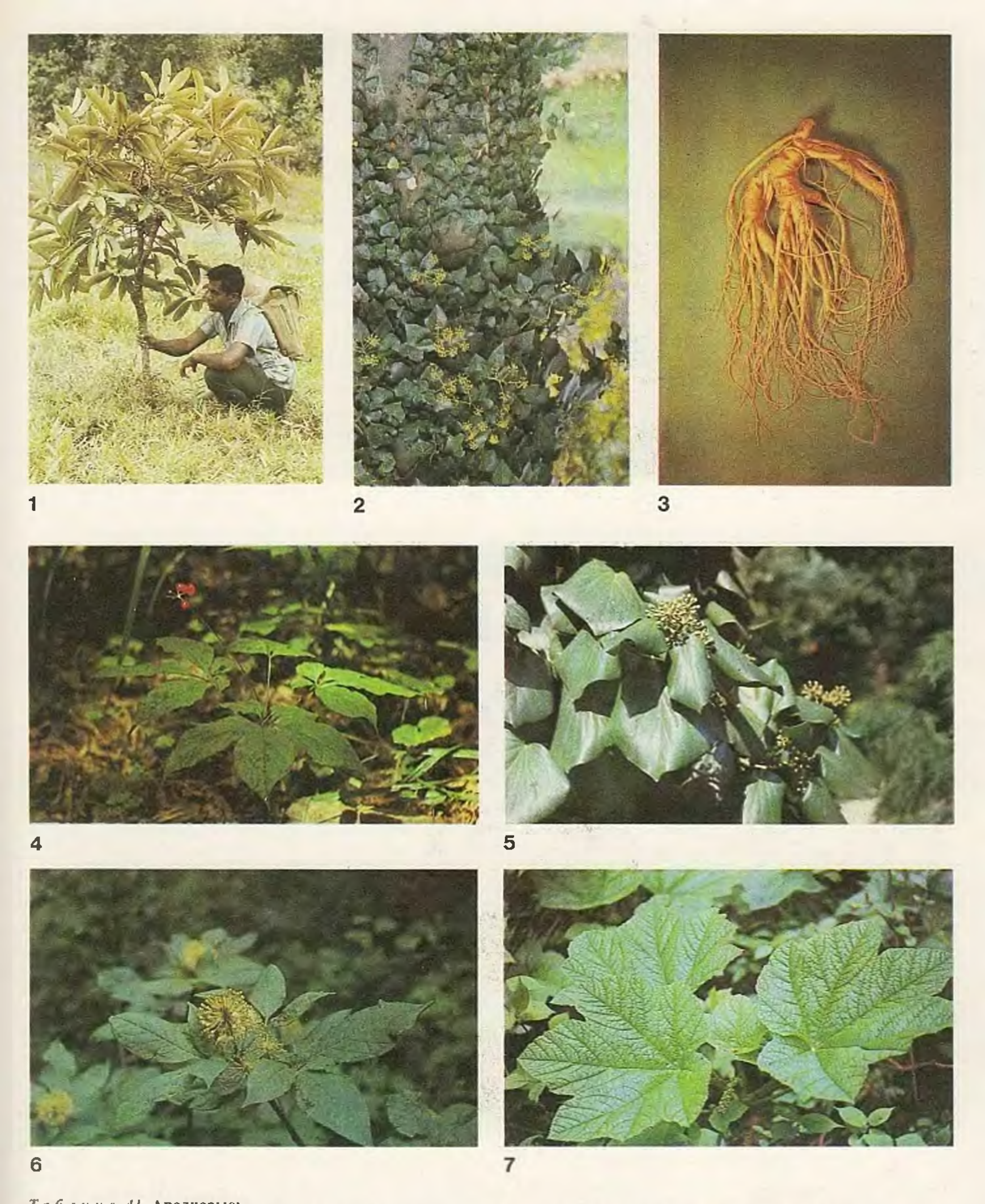



*Таблица 41.* **Аралиевые:**
*1* — шефлера Скортечини (Schefflera scortechinii), Малайзия; *2* — плющ крымский (Hedera taurica) на стволе платана восточного, Никитский ботанический сад; *3* — корень женьшеня; *4* — дикорастущий женьшень (Panax ginseng), Уссурийский заповедник, Приморский край; *5* — плющ колхидский (H. colchica), там же; *6* — элеутерококк колючий (Eleutherococcus senticosus), Приморский край; *7* — оплопанакс высокий (Oplopanax elatus), Приморский край.

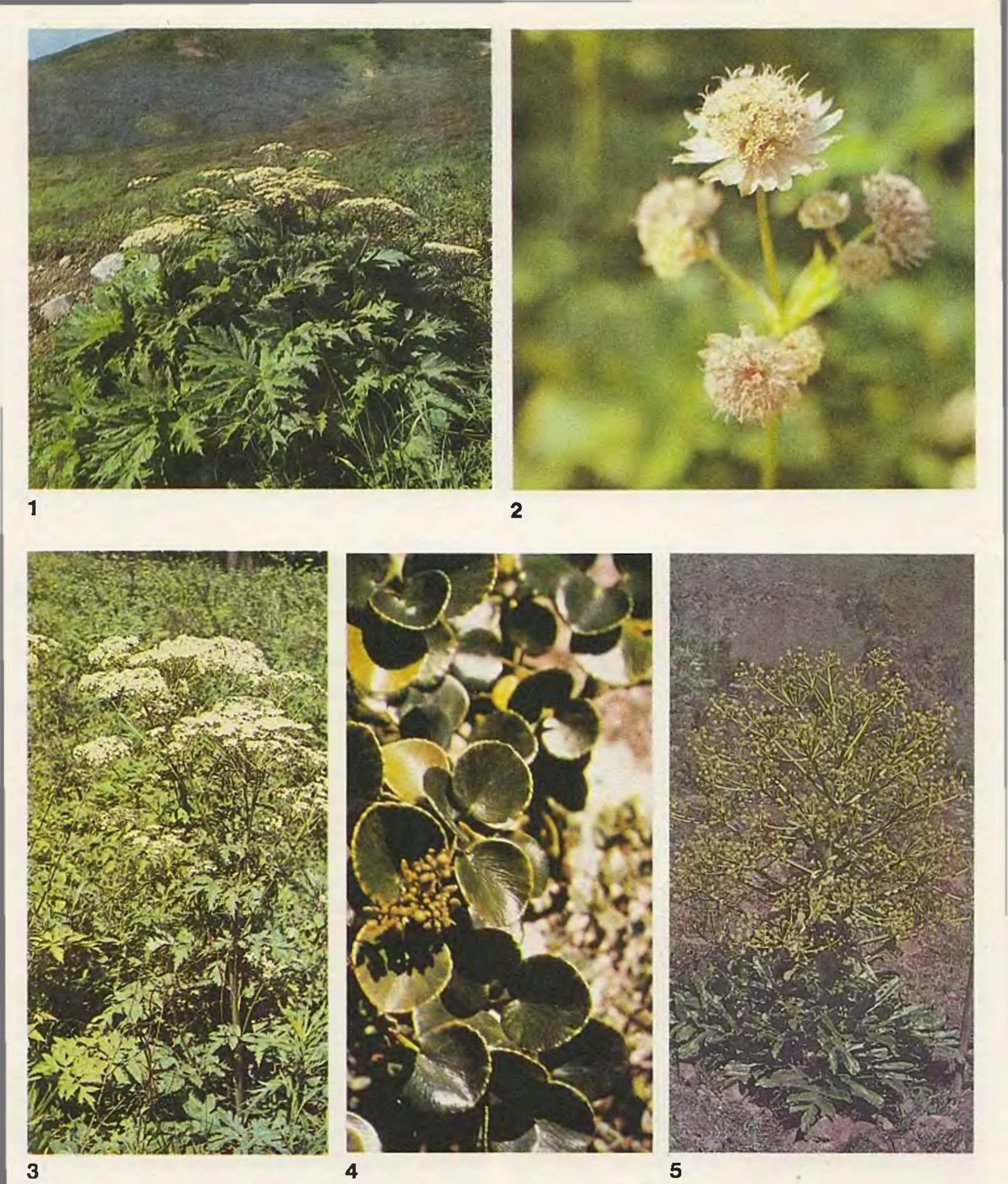



*Таблица* 42. **Зонтичные:**

*1* — борщевик сладкий (Heracleum dulce), о. Карагинский; *2* — астранция трехнадрезная (Astrantia trifida), Кавказ; *3* — ребироплодник уральский (Pleurospermum uralense), Камчатка; *4* — нираратамнос копытнелистный (Nirarathamnos asarifolius), остров Сокотра; *5* — ферула Иешке (Ferula jaeschkeana), Дарваз.

1

2

3

*Таблица 43.* **Омеловые и крушиновые:**
*1* — арцеутобиум можжевельниковый (Arceuthobium oxycedri), паразитирующий на можжевельнике, Кавказ; *2* — крушина Синтениса (Rhamnus sintenisii), Большие Балханы, гора Арла; *3* — коллетия колючая (Colletia armata), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

1

2

3

*Таблица 44.* **Виноградовые и лоховые:**
1 — лох узколистный (Elaeagnus angustifolia), *Средняя Азия*; 2 — виноградовник разнолистный (Ampelopsis heterophylla), Приморский край; 3 — виноград культурный (Vitis vinifera), Ашхабад.

*Таблица 45.* **Протейные:**

*1* — левкадендрон разноцветный (Leucadendron discolor); *2* — левкадендрон конический (L. conicum); *3* — протея исключительная (Protea eximia); *4* — протея молочноцветная (P. lacticolor).

*Таблица 46.* **Протейные:**

*1* — дриандра Хюварда (Dryandra hewardiana) и медосос филидонирис новоголландский (Phylidonyris novacholandiae), Австралия; *2* — аденантос обратнояйцевидный (Adenanthos obovata) и медосос аканторинхус надменный (Acanthorhynchus superciliosus), там же; *3* — банксия утонченная (Banksia attenuata) и медосос манорина желтогорлая (Manorina flavigula), там же; *4* — хакея лавровая (Hakea laurina) и кускус хоботноголовый (Tarsipes spencerae), там же.

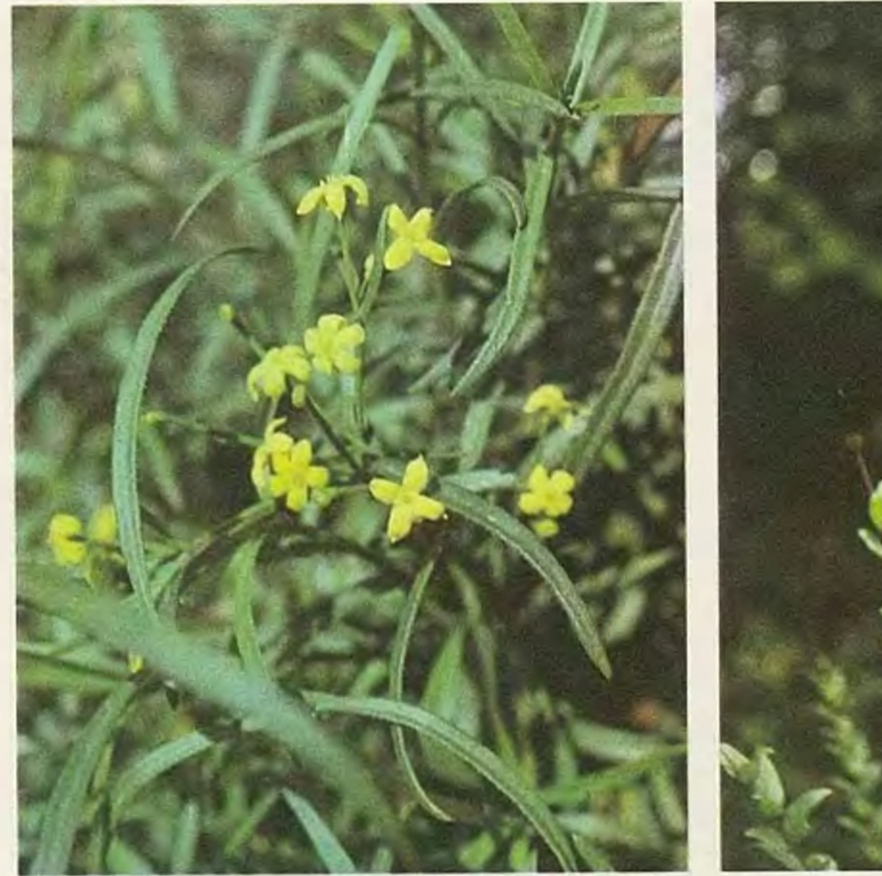
1

2

*Таблица 47.* **Протейные:**

1 — хакея иволистная (Hakea saligna), Батумский ботанический сад; 2 — ламбертия прекрасная (Lambertia formosa) оранжерея Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

1



2

3

*Таблица 48.* **Мареновые:**

*1* — кофейное дерево аравийское (Coffea arabica), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — марена цветущая (Rubia florida), Западный Копетдаг, урочище Даната; *3* — адина красноватая (Adina rubella), Сухуми.

1

2

3

*Таблица 49.* **Кутровые:**

*1* — плюмерия белая (Plumeria alba), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — трахелоспермум жасминовидный (Trachelospermum jasminoides), Сухумский ботанический сад; *3* — строфант жёстковолосистый (Strophanthus hispidus), там же.

1

2

3

*Таблица 50.* **Ластовневые:**

1 — ластовень курассавский (*Asclepias curassavica*), оранжерея Ботанического института АН СССР в Ленинграде; 2 — церопегия стапелиевидная (*Ceropegia stapeliiformis*), там же; 3 — стапелия пестрая (*Stapelia variegata*), там же

*Таблица 51.* **Горечавковые, вахтовые и маслиновые:**

*1* — горечавка крестообразная (Gentiana cruciata), Южный Крым; *2* — горечавка холодная (G. algida), Дальний Восток; *3* — горечавка семираздельная (G. septemfida), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *4* — вахта трёхлистная (Menyanthes trifoliata), окрестности Киева; *5* — маслина европейская (Olea europaea), Никитский ботанический сад; *6* — филлирея широколистная (Phillyrea latifolia), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

*Таблица 52.* **Жимолостные и валериановые:**

*1* — вейгела красивая (Weigela florida), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — вейгела ранняя (W. praecox), Дальний Восток; *3* — жимолость вечнозеленая (Lonicera sempervirens), Батумский ботанический сад; *4* — калина обыкновенная (Viburnum opulus), Ленинградская область, Лужский район; *5* — валериана лекарственная (Valeriana officinalis), заповедник «Лес на Ворскле».

*Таблица 53.* **Ворсянковые, вьюнковые и синюховые:**

*1* — скабиоза кавказская (Scabiosa caucasica), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — калистегия сольданелла (Calystegia soldanella), Франция; *3* — калистегия американская (Calystegia americana), Дальний Восток; *4* — синюха голубая (Polemonium caeruleum), Ленинградская область; *5* — флокс распростертый (Phlox divaricata), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

*Таблица 54.* **Бурачниковые:**

*1* — медуница мягчайшая (Pulmonaria mollissima), Западный Кавказ, окрестности Бабук-аула; *2* — незабудка болотная (Myosotis palustris), Московская область; *3* — мертензия первоцветовидная (Mertensia primuloides), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *4* — оносма двухцветная (Onosma dichroantha), Туркмения, Большие Балханы.

*Таблица 55.* **Губоцветные и болотниковые:**

*1* — колеус гибридный (Coleus hybridus), Главный ботанический сад в Москве; *2* — розмарин лекарственный (Rosmarinus officinalis), Крым; *3* — живучка женевская (Ajuga genevensis), Кавказ; *4* — шлемник Вентена (Scutellaria ventenatii), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *5* — змееголовник Руйша (Dracocephalum ruyschiana, парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *6* — болотник короткоплодный (Callitriche cophocarpa), Ленинградская область.

1

2

3

*Таблица 56.* **Пасленовые:**

*1* — красавка обыкновенная (Atropa bella-donna), Крым; *2* — бругмансия древесная (Brugmansia arborea), Батумский ботанический сад; *3* — цеструм изящный (Cestrum elegans), там же.

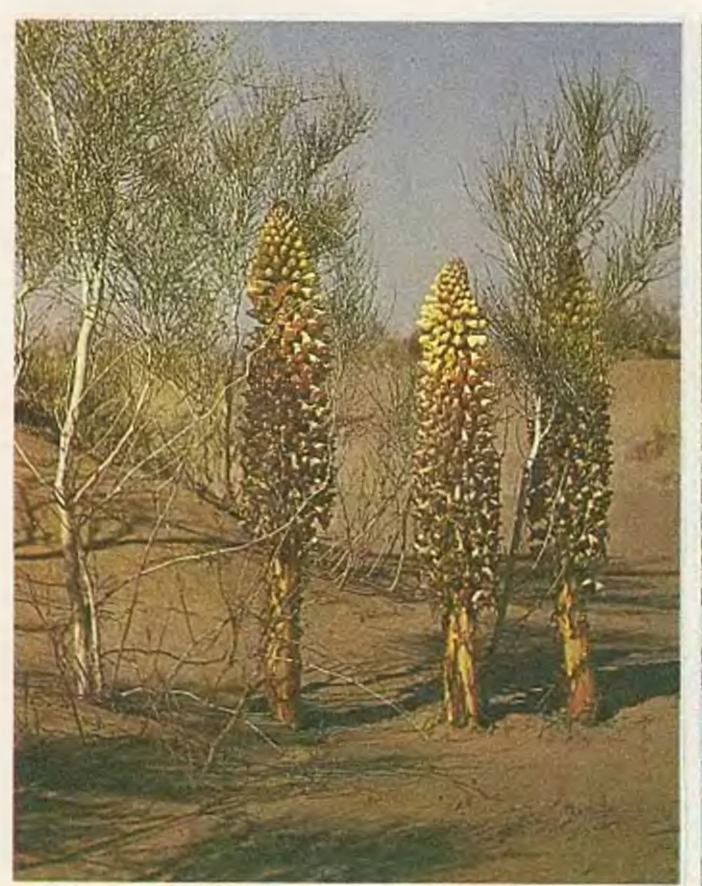
*Таблица 57.* **Норичниковые:**

*1* — тетранема розовая (Tetranema roseum), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — пенстемон пильчатолистный (Penstemon serrulatus), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — вероника нитевидная (Veronica filiformis), там же; *4* — вероника длиннолистная (V. longifolia), Московская область; *5* — льнянка обыкновенная (Linaria vulgaris), там же; *6* — мытник головчатый (Pedicularis capitata), Дальний Восток.

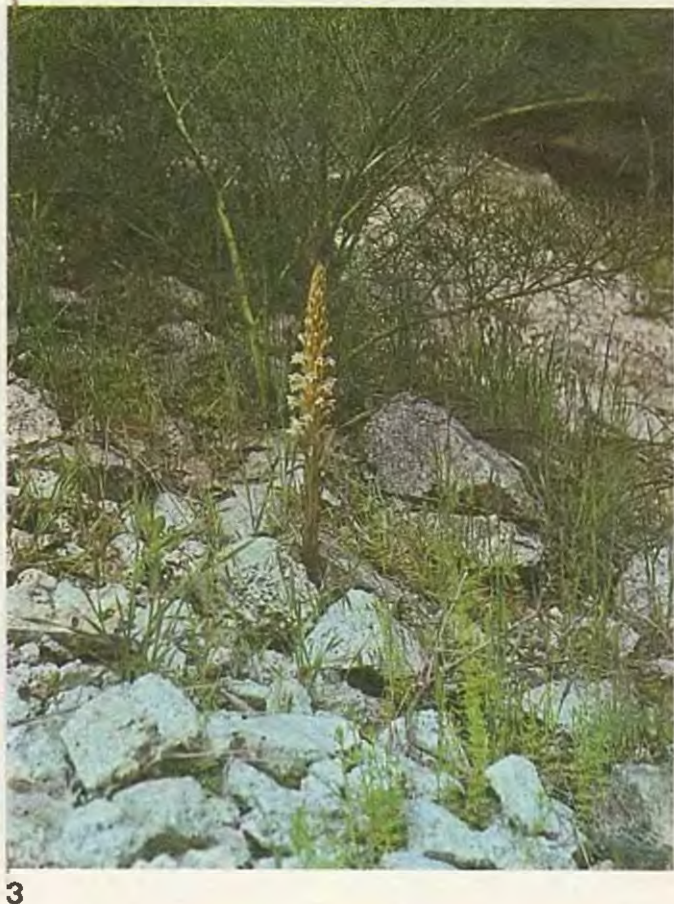
*Таблица 58.* **Бигнониевые:**

*1* — катальпа бигнониевидная (Catalpa bignonioides), Сухуми; *2* — катальпа яйцевиднолистная (C. ovata), Никитский ботанический сад; *3* — макфадиена когтеносная (Macfadyena unguis-cati), Батумский ботанический сад; *4* — кигелия перистая (Kigelia pinnata), остров Куба; *5* — кампсис укореняющаяся (Campsis radicans).

1



2



3

*Таблица 59.* **Заразиховые:**

*1* — дифелипея красная (Diphelypaea coccinea), Южный Крым; *2* — цистанхе желтая (Cistanche flava), Туркмения. Репетек; *3* — заразиха Кочи (Orobanche kotschyi), Таджикистан. Варзобское ущелье.

*Таблица 60.* **Геснериевые.**

Колумнея славная (Columnea gloriosa): *1* — ветвь с цветками; *2* — плод. Эписция медная (Episcia cupreata): *3* — ветвь с цветками. Рамонда миконская (Ramonda myconi): *4* — общий вид растения; *5* — плоды.

1

2

3

4

5

*Таблица 61.* **Геснериевые:**

*1* — аллоплектус головчатый (Alloplectus capitatus), оранжереи Главного ботанического сада в Москве; *2* — колерия приятная (Kohleria amabilis), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — рехштейнерия беловолосистая (Rechsteineria leucotricha), там же; *4* — рехштейнерия пурпуровая (R. cardinalis), оранжереи Главного ботанического сада в Москве; *5* — синнингия соразмерная (Sinningia eumorpha), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде

*Таблица 62.* **Акантовые.**

1 — тунбергия крылатая (Thunbergia alata), оранжерея Главного ботанического сада в Москве; 2 — джастисия мясо-красная (Justicia carnea), там же; 3 — акант падуболистный (Acanthus ilicifolius), Пуна; 4 — эрантемум Уатта (Eranthemum wattii), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; 5 — руеллия приятная (Ruellia graecizans), там же.

*Таблица 63.* **Колокольчиковые.**

1 — колокольчик раскидистый (Campanula patula), Московская область; 2 — колокольчик скребница (C. radula), Армения; 3 — лобелия пурпуровая (Lobelia cardinalis), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; 4 — лобелия Лешенольта (L. leschenaultii), Индия.

1

2

3

*Таблица 64.* **Сложноцветные:**
*1* — календула лекарственная (Calendula officinalis), Ташкент; *2* — крестовник резедолистный (Senecio resedifolius), Дальний Восток; *3* — гунделия Турнефора (Gundelia tournefortii), Армения.